
22500463450

TRAITÉ
D'HISTOLOGIE

ACHEVÉ D'IMPRIMER

LE TREIZE FÉVRIER MIL NEUF CENT QUATRE

PAR

MM. E. ARRAULT ET Cie

IMPRIMEURS A TOURS

M. G. BECKER, PROTE

CLICHÉS DE J. DE MASIN

PHOTOGRAVEUR A PARIS

TRAITÉ
D'HISTOLOGIE

PAR

A. PRENANT
Professeur
à la Faculté de Médecine de Nancy.

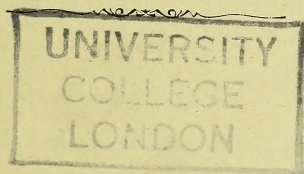
P. BOUIN
Professeur agrégé
à la Faculté de Médecine de Nancy.

L. MAILLARD
Chef des travaux de Chimie biologique
à la Faculté de Médecine de Paris.

TOME I

CYTOLOGIE
GÉNÉRALE ET SPÉCIALE

OUVRAGE ORNÉ DE 791 FIGURES DONT 172 EN PLUSIEURS COULEURS



PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES & Cie, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1904

PRÉFACE

Le présent *Traité d'Histologie* comprendra deux volumes. Le premier, consacré à l'étude de la cellule en général et des cellules spéciales qui forment les divers tissus, paraît aujourd'hui sous le titre de *Cytologie générale et spéciale*. Le second, où seront étudiés les organes, et que nous appellerons *Histologie et Anatomie microscopique*, sera publié dans le courant de l'année 1905.

L'ordonnance méthodique des matériaux est celle d'un traité didactique. Mais nous avons eu le souci d'adoucir la sévérité du traité et d'en rompre la monotonie par des réflexions ou des comparaisons et en nous attardant quelque peu à certains passages descriptifs.

Le mot *Histologie* a conservé jusqu'à présent une signification si étroite dans les milieux universitaires et dans les programmes d'enseignement, qu'à feuilleter simplement notre ouvrage, beaucoup jugeront de prime abord qu'on y trouve bien des choses étrangères à l'Histologie et trop peu d'Histologie proprement dite. La substance des livres I, III et IV, et des livres IX, X et XI n'entre pas en effet dans la constitution de la plupart des livres classiques d'Histologie. On n'a pas l'habitude, dans les ouvrages de ce genre, de se demander ce qu'est le protoplasma, la matière vivante, mais on la pose d'autorité comme une matière *sui generis*, comme une donnée irréductible. La recherche des problèmes n'est-elle pas proprement l'affaire du savant, la donnée classique et presque dogmatique, servilement consentie, n'est-elle pas tout ce qu'il faut à l'étudiant ? De même, pense-t-on, les problèmes de la fécondation et de l'hérédité dominent de trop haut le niveau des

étudiants, qui doivent demeurer dans le terre à terre des réalités du tissu conjonctif et des lobules hépatiques. Nous avons pensé autrement. Nous croyons qu'il est grandement temps d'intéresser les élèves à toutes les questions et de leur demander plus d'intérêt pour les grandes que pour les petites, qu'il faut retenir leur attention dans la mesure exigée par l'étendue des horizons et la profondeur des vues, et que point n'est besoin de leur faire fixer longuement et sans aucun recul un fait de médiocre dimension. C'est pourquoi nous nous sommes efforcés de donner dans ce livre une vue panoramique où se déroulent toutes les grandes questions, en même temps qu'une table d'orientation capable de guider les chercheurs qui débutent dans le choix des sujets dignes de les retenir. Les questions amples y sont traitées avec l'ampleur qui nous a paru leur convenir ; nombre de faits, au contraire, qu'on trouve cependant reproduits avec détails dans tous les ouvrages classiques d'histologie, sont ou simplement signalés ou même sacrifiés, comme plus ou moins dépourvus de valeur instructive. Il nous a paru insuffisant, pour justifier dans notre traité la présence d'un fait, la citation d'un document, que ce document soit certain, que ce fait existe ; il faut encore que la place qu'ils occupent dans l'exposition et dans la mémoire du lecteur soit méritée par leur importance. Pour prendre un exemple concret, emprunté aux tubes nerveux à myéline, la constitution fibrillaire du cylindre-axe, sur laquelle repose déjà toute une théorie explicative du fonctionnement du système nerveux, est de bien autre valeur que la production de la croix latine : fait plus facile à constater qu'à expliquer, qui demeure provisoirement une bizarrerie de la nature et une curiosité microscopique.

Tel est l'esprit général de cet ouvrage d'Histologie ; et voilà en quoi nous avons voulu qu'il différât de ceux qui l'ont précédé. Il nous faut répondre à présent au reproche spécial d'avoir introduit dans ce livre autre chose que de l'Histologie (au sens restreint qu'a cette science dans nos Facultés de Médecine), d'y avoir mis de l'Histologie comparée, de la Physiologie, de la Chimie, de la Physique.

Nous nous défendons d'avoir voulu faire un traité d'Histologie comparée ; et si telle avait été notre intention, elle eût été bien incomplètement remplie. Il existe d'ailleurs, à l'étranger du moins, de fort bons ouvrages d'Histologie comparée, tels que le petit livre de Bergh, *Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe*, et que le gros volume si bien documenté et si personnel de C. Schneider, *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere* ; en France même, on trouverait les renseignements désirables sur cette matière dans plusieurs ouvrages, par exemple dans les monographies qui forment l'*Anatomie comparée pratique* de Vogt et Yung, la *Zoologie descriptive* de Boutan, etc. Mais si nous n'avons pu songer à juxtaposer dans un volume — qu'il aurait fallu faire énorme — tous les faits intéressants de l'Histo-

logie animale et même végétale, si nous n'avons même pas eu le souci de la comparaison des principaux d'entre ces faits intéressants, nous avons eu du moins trois préoccupations.

Nous avons voulu tout d'abord que les formations structurales, les espèces cellulaires les plus caractéristiques d'un groupe de la série animale soient indiquées et mises à la place qui leur convient: les éléments de la radula des Mollusques parmi les phanères dentaires, les cellules chloragogènes des Vers parmi les cellules spécialisées du mésoderme. Nous avons voulu ensuite que ces matériaux prennent place dans l'ensemble autant que possible avec leur valeur propre et leur importance relative, de façon à éviter dans notre traité l'erreur anthropomorphique dont toutes les sciences sont coutumières, et même l'erreur — que la crainte d'un barbarisme nous empêche d'appeler vertébro-morphique — si fréquente dans les sciences d'observation, telles que l'Histologie. Cette erreur est due à ce que l'examen histologique des animaux invertébrés, malgré des monographies nombreuses et excellentes, et malgré des ouvrages généraux de la valeur documentaire de celui de Schneider, n'a pas été poussé assez loin, tandis que les moindres particularités de structure et de texture des Vertébrés ont été minutieusement étudiées et décrites. Cela tient à ce que, comme on l'a fait observer, le plus grand nombre des histologistes de profession sont sortis et sortent encore des Facultés de Médecine et que l'Histologie des Vertébrés est pour eux le champ d'investigation le plus proche et le plus directement abordable. Nous avons voulu réagir contre une tendance naturelle, véritablement déformatrice du tableau d'ensemble de l'Histologie générale ; elle consiste à aller au plus près, à mieux connaître ce qui nous entoure immédiatement que ce qui est plus éloigné de nous, ou à le connaître seul, et par conséquent à accorder aux choses voisines de nous une importance exagérée. Si nous avons décrit successivement les cellules visuelles à corps interne des Vers, les cellules visuelles à rhabdome des Arthropodes, les cellules visuelles à bâtonnet des Vertébrés, ce n'est pas seulement avec la préoccupation purement descriptive d'un zoologiste que nous l'avons fait. C'est pour que le lecteur sache bien que la cellule à bâtonnet de la Grenouille ou de l'Homme n'est qu'un des types principaux que peut revêtir l'élément de la vision, et pour qu'il mette cette cellule à sa vraie place parmi les autres.

Nous avons obéi enfin, très souvent, dans nos incursions sur le territoire de l'Histologie zoologique ou même botanique, à une autre préoccupation, qui paraîtra sans doute plus légitime encore. C'est celle d'aller chercher la description d'un phénomène général là où cette description a été le mieux faite, parce que l'espèce qui en est l'objet offre sous ce rapport la disposition la plus typique, la mieux propre à faire connaître les états plus compliqués réalisés chez des espèces

supérieures telles que les Vertébrés. Il est bien évident, par exemple, que si, pour se faire une idée exacte des processus de la spermatogenèse ou du phénomène de la fécondation, on n'avait à sa disposition que les données obtenues par l'étude de l'Homme ou même du Rat, on demeurerait dans l'ignorance presque complète de la nature essentielle de ces phénomènes, dont il faut demander l'exemple et l'interprétation aux Ascarides et aux Oursins. « Les questions d'Histologie comparée, a dit Math. Duval, ne doivent être abordées, dans un ouvrage destiné essentiellement aux études médicales, que lorsqu'elles étendent, complètent et expliquent directement les faits histologiques ou histo-physiologiques relatifs à l'Homme et aux Mammifères. » C'est le cas, dans notre exemple ; et d'ailleurs nous n'avons pas encore dit que notre ouvrage ne s'adresse qu'aux étudiants en médecine.

Il nous faut justifier aussi les tendances physiologiques du premier volume de cet ouvrage. Nous n'avons pas eu ici à remonter un courant, mais nous avons pu céder à des tendances, bien naturelles d'ailleurs, de l'esprit en général, et spécialement de celui de l'étudiant. La description pure des formes en elles-mêmes et pour elles-mêmes ne suffit pas à retenir l'attention. C'est peu de savoir comment les choses sont, si l'on ne parvient pas à connaître pourquoi et comment elles se sont faites ainsi. C'est à cette idée de fonction que la raison accroche le fait purement formel et soulage ainsi la mémoire du poids d'une forme qui pèse d'autant plus lourdement sur l'esprit qu'elle est plus vide de sens. Tous les professeurs d'Histologie, et en général tous les pédagogues, savent combien la mémoire, déjà affaiblie par le jugement, d'un étudiant qui n'est plus un enfant, est rebelle à retenir le fait brut, la forme inexpliquée. C'est ce que certains auteurs ont bien compris, et c'est cette connaissance approfondie du public des cours et du lecteur qui a notamment poussé Math. Duval à faire dans son *Précis d'Histologie* une large place aux explications physiologiques. L'Histologie, pour être acceptée de l'étudiant, doit être une *Histo-physiologie.*

Telle est aussi la forme qui convient le mieux au génie français, celle que Robin, Ranvier, Rouget ont donnée à l'Histologie française, et que Math. Duval, Malassez et d'autres lui ont conservée. Nous considérons comme inséparables, dit en substance Math. Duval, certaines notions de constitution et de fonction des éléments anatomiques ; il n'est pas un seul de ceux-ci dont l'étude anatomique ne doive être complétée par l'indication de ses fonctions, ou du moins des modifications fonctionnelles que le microscope permet de constater.

Quant à l'introduction de la Physique et de la Chimie dans ce premier volume et à la présence d'un chimiste biologiste parmi nous, elle s'explique par les progrès même de l'Histo-physiologie, ou, si l'on

aime mieux, par ceux de l'Histologie d'une part, de la Physiologie d'autre part. L'analyse microscopique, de plus en plus minutieuse et pénétrante, a amené l'Histologie à un point où, limitée désormais par les moyens optiques d'observation et par les difficultés croissantes de la technique, elle est obligée de faire appel à la Physique, de supposer au delà des structures microscopiques observables une structure physique hypothétique (HEIDENHAIN), de se compléter et de se continuer par la Physique. De même, la Physiologie générale ne peut plus être qu'une Physiologie cellulaire, où les seuls facteurs de la fonction sont les énergies que la Physique distingue, les substances que la Chimie a classées. Matière vivante, énergie vitale, ne sont pas des entités étrangères à la Physique et à la Chimie, hors desquelles il ne peut y avoir ni substance, ni âme. Ce n'est pas trop s'avancer que de prétendre qu'on ne peut déjà plus écrire un ouvrage de Biologie et particulièrement d'Histologie, sans être physicien ou chimiste. De là la collaboration nécessaire de l'un de nous. Mais pour que cette collaboration fût efficace, il ne fallait pas que les données de la Physique et de la Chimie vinssent par surcroît et fussent séparées de la description histologique, ainsi qu'il en est dans l'ouvrage de SCHIEFFERDECKER et KOSSEL, *Gewebelehre des menschlichen Körpers*, où chacun des deux auteurs a fait séparément sa partie. Il fallait que la présence de ces données physiques et chimiques fût rendue nécessaire, que l'analyse chimique commandât la description morphologique de la substance, que l'interprétation physique fût le dernier mot de l'explication biologique, qu'en un mot la collaboration fût aussi étroite qu'il nous a été possible de la rendre.

Étendue à toute la série animale, cherchant dans l'explication physiologique sa raison d'être, reposant sur la Physique et la Chimie, l'Histologie devient ainsi une Biologie cellulaire. Cette dénomination n'est pas pour nous déplaire, mais elle nous effraierait beaucoup. Nous voudrions avoir écrit, au point de vue histologique, un ouvrage de Biologie cellulaire ; mais nous craindrions ce titre, qui nous engagerait trop et qui n'est pas mérité.

A défaut de résultats pour le justifier, nous avons du moins une intention ; on jugera de sa légitimité.

Il est temps, nous a-t-il paru, de faire comprendre au public scientifique que l'Histologie n'est plus la « science des tissus » (de ἱστος et λογος) que nos pères ont cultivée et dont ils ont fait l'ornement bien plus que le substratum de leurs études biologiques, médicales ou autres ; qu'elle est la science des cellules, de la cellule en général, puisque les tissus se réduisent à des assemblages de cellules ; que la science de la cellule, la Cytologie, est provisoirement à la base de toutes les disciplines biologiques, de la morphologie aussi bien que de la physiologie, des sciences biologiques pures aussi bien que des

sciences biologiques appliquées, telles que la Médecine ; que la Cytologie doit disparaître demain, abandonnant la place aux explications physiques et chimiques de la substance et de l'énergie chez les êtres vivants. Aucun enseignement, aucun programme ne représente actuellement cette Biologie cellulaire. Le livre d'O. HERTWIG, *la Cellule et les Tissus*, les *Leçons sur la Cellule* d'HENNEGUY, le *Protoplasma et l'Hérédité* de DELAGE, le *Traité de Biologie* de LE DANTEC, et d'autres ouvrages d'un grand mérite, envisageant la Biologie cellulaire sous divers aspects et avec un esprit différent, auraient cependant dû préparer les esprits à une acception nouvelle et plus large de l'enseignement de l'Histologie, dans les Facultés de Médecine tout au moins, là où, devenue Biologie cellulaire, l'Histologie peut être le trait d'union entre des enseignements que des cloisons presque étanches séparent encore.

Ce traité aurait pu, aurait dû même, être qualifié d'*élémentaire* ; avec ses deux volumes, forts de plus de 1.600 pages et illustrés de 1.350 figures, il ne renferme en effet rien de plus que les éléments de l'Histologie. Nous ferons remarquer d'abord que le premier volume de ce traité, le volume de Cytologie, représente dans notre pensée une Biologie cellulaire ; l'ampleur du point de vue n'allait pas sans l'allongement de cette partie de l'ouvrage, si réduite d'ordinaire dans les traités d'Histologie. Malgré cette étendue déjà considérable, la rédaction succincte des divers chapitres est bien celle d'un livre élémentaire, et l'on ne pouvait faire plus brièvement comprendre ce qu'est la chimie du noyau, quelle est la valeur morphologique d'un globule rouge du sang, en quoi consiste le processus de maturation de l'œuf. Nous avons eu l'intention de prendre des exemples à l'appui d'idées principales, plutôt que de décrire des séries de faits. Nous avons voulu rester sobres de bibliographie, et cela pour plusieurs raisons, dont les principales sont : l'impossibilité où nous aurions été de faire sur chaque question une bibliographie à peu près complète, et surtout le sentiment très net qu'a l'étudiant et que nous devons respecter — parce qu'il est très juste — de l'inutilité des listes étendues de citations d'auteurs dans un cours ou dans un ouvrage didactique. Avec raison, l'étudiant pense ou tout au moins éprouve ce sentiment que la science est impersonnelle, et que les mérites de chacun s'effacent sous l'intérêt des résultats scientifiques obtenus.

Pour enfermer notre ouvrage dans les limites d'un livre élémentaire, nous avons dû sacrifier, et l'avons fait sans regret, une foule de documents et de faits, personnels ou non. Nous avions accumulé, en effet, une quantité considérable de documents bibliographiques, d'observations personnelles et de dessins originaux, en vue de publier, en outre de ce traité, un ouvrage beaucoup plus considérable de Cytologie générale et spéciale, comprenant autant de volumes distincts que ce

premier tome du présent traité renferme de livres consacrés à l'étude générale de la cellule et à l'examen des diverses sortes de cellules, nerveuse, musculaire et autres. Les difficultés matérielles de toutes sortes qu'a présentées ce projet, le prix extraordinairement élevé de la publication, l'impossibilité de grouper autour de nous un nombre suffisant de collaborateurs compétents, et d'éviter ainsi les lenteurs de la publication, nous ont fait renoncer, ainsi que nos éditeurs, à cette entreprise gigantesque, et nous avons dû nous borner à rédiger cet ouvrage, qui devient ainsi élémentaire par rapport à l'autre, et qui en est le résumé.

Élémentaire, il l'est aussi d'ailleurs d'une façon absolue. Il ne renferme, en fait de cytologie végétale, que ce qu'un zoologiste et même un médecin sont obligés de connaître sur la cellule en général. Il ne contient, comme donnée histologique comparative, que ce qui est nécessaire à un médecin pour placer en un endroit convenable les éléments constitutifs de l'Homme et des autres Vertébrés. Nous croyons ainsi qu'il peut également convenir aux étudiants en sciences et aux étudiants en médecine. Néanmoins, nous l'avons orienté dans le sens des études médicales, en ce que les exemples sont empruntés avec prédilection aux tissus des Vertébrés. Cette orientation, déjà marquée dans le tome Ier, sera définitive dans le tome II, qui répondra spécialement aux besoins des étudiants en médecine.

Nous espérons donc que notre ouvrage ne méritera pas le reproche d'être trop développé, et qu'on lui conservera le qualificatif d'élémentaire, que nous sous-entendons. Ce serait faire injure à l'Histologie et méconnaître les progrès considérables qu'elle a faits dans ces dernières années, ignorer les nombreuses acquisitions que la Biologie lui doit, que de lui refuser de se faire connaître dans toute son ampleur, par un ouvrage plus important qu'un simple manuel. Ce serait la maintenir à un niveau au-dessus duquel se sont élevées déjà l'Anatomie et la Physiologie. Ces sciences sont en effet représentées à présent, dans la bibliothèque de l'étudiant en médecine, par d'importants ouvrages, le *Traité d'Anatomie* de Poirier, celui de Testut, le *Traité de Physiologie* de Morat et Doyon. On ne voit pas pourquoi l'Histologie demeurerait avec un sort plus humble. Les deux volumes que nous lui consacrons nous paraissent tenir moins de place dans la bibliothèque de l'étudiant que les gros traités que nous venons de citer, en tenant compte surtout que l'Histologie s'est élargie dans notre ouvrage en une Biologie cellulaire.

Nous devons à présent donner quelques indications sur les principes qui nous guideront dans la rédaction du second tome de cet ouvrage.

Dans ce volume, qui traitera de l'Histologie et de l'Anatomie

microscopique des organes, une place aussi large que possible sera faite à ceux de l'Homme, et les organes des autres Vertébrés ne seront employés que lorsqu'ils présenteront des dispositions schématiques capables de faire mieux comprendre celles plus compliquées de l'Homme. Ce serait certainement un grave tort que de se priver, par exemple, des lumières que peut projeter sur la morphologie de la capsule surrénale de l'Homme et sur la signification de ses deux substances corticale et médullaire l'examen sommaire des rapports qu'affectent chez les Amphibiens et les Oiseaux les cellules constitutives de ces deux substances ; de même la signification d'un placenta se comprend mieux si on a fait précéder l'étude du placenta humain de l'examen sommaire d'organes placentaires beaucoup plus simples, tels que celui du Porc.

L'étude succincte de l'histogenèse des organes sera toujours l'introduction nécessaire à la description de l'état adulte. Bien que la méthode qui relègue cette histogenèse à la fin de la description soit plus couramment adoptée parce qu'elle est d'application plus facile, nous préférons employer la méthode inverse, malgré les difficultés de son application pour nous et de la lecture pour les autres. Nous croyons en effet que l'histogenèse, pas plus que c'était le cas pour la Chimie et la Physique dans le premier volume, ne doit être un hors d'œuvre et un luxe, mais au contraire une base et un moyen d'arriver, avec le moins de secousses possibles, à une connaissance plus vraie. Pour amener cette histogenèse et nous fournir les ébauches que nous verrons se développer ensuite, un bref rappel de l'organogenèse générale sera placé dans le chapitre Ier, en tête du IIe volume. De ce point de vue, entièrement morphologique, nous pourrions dresser une classification embryologique des organes à étudier, qui se trouveraient ainsi répartis en groupes naturels correspondant à ceux que l'Anatomie, appuyée sur l'Embryologie, distingue dans le corps humain.

Il ne nous a pas semblé toutefois que ce point de vue unilatéral suffise pour classer histologiquement les organes, et qu'une classification embryologique s'impose en Histologie comme en Anatomie. Un autre élément de classification s'offre à nous, dont nous devons tenir grand compte. Quelle que soit l'origine embryologique d'une ébauche organique, cette ébauche subit dans la suite des modifications qui lui sont imprimées par sa fonction et qui peuvent être essentiellement les mêmes pour deux ébauches de provenance différente. Il en est ainsi, par exemple, pour l'uretère et le canal de Wharton, l'un et l'autre formés principalement d'une muqueuse avec son épithélium et d'une musculeuse. Parties d'une origine très éloignée, ces deux ébauches convergent vers une forme organique commune, celle de l'organe-conduit, à laquelle une adaptation analogue les a amenées. Nous les rapprocherons donc dans notre description ; nous décrirons un type commun et

en quelque sorte concret du conduit, dont nous examinerons ensuite les principales variétés histologiques représentées dans divers organes anatomiques.

Nous obtiendrons ainsi un tableau comprenant les espèces irréductibles (bonnes espèces) d'organes, dont tous les organes de l'économie ne sont que des variétés histologiques. Dans chacun de ces types, il y a un élément, un tissu dominateur, auquel les autres sont subordonnés, et qui exerce sur eux une influence morphogène. C'est cet élément, ce tissu prépondérant, qu'il faudra chaque fois étudier tout d'abord avec le plus grand soin, car il sera la caractéristique du type morphologique de l'organe, du type concret.

A ces types morphologiques, à ces espèces d'organes, nous rattacherons tous les organes du corps, qui ne seront présentés que comme des variétés, des modifications plus ou moins profondes du type. Ce serait, à notre avis, faire œuvre stérile et fastidieuse d'encyclopédiste et de collectionneur que de parcourir toutes ces variétés, de décrire toutes ces modifications. La connaissance approfondie du type, de l'organe nerveux cortical, par exemple, permettra à l'étudiant de comprendre les nombreux cas particuliers et le mettra à même de les étudier, quand il en sera besoin. L'Histologie doit se borner à être pour des étudiants en médecine une Anatomie générale ; elle ne doit pas dégénérer en un compendium de cas spéciaux qui n'intéressent que l'histologiste de profession.

Ces types morphologiques concrets, ces espèces fondamentales seront par exemple : les glandes germinatives ou génitales ; l'esthète ou organe des sens, avec le tégument ; le centre nerveux ou organe nerveux producteur ; le nerf ou organe nerveux conducteur ; le muscle ; la membrane séreuse ; le vaisseau nourricier ; le tube digestif ; la glande ou parenchyme, viscère plein ; le viscère creux, conduit ou réservoir ; la pièce squelettique (tendon, os, etc.). Chacun de ces groupes d'organes sera étudié dans un livre distinct. Ce tableau n'est valable, bien entendu, que pour les Vertébrés supérieurs et pour l'Homme, et serait à remanier s'il devait servir en même temps pour une histologie des Vertébrés inférieurs et des Invertébrés. Comme toute œuvre de classification, il n'a, bien entendu, qu'un caractère absolument provisoire, et d'autres que nous pourront, le principe restant le même, le dresser autrement et mieux.

Toute préoccupation anatomique ou physiologique est étrangère à l'établissement de ces types, qui sont purement histologiques. Il n'y est tenu aucun compte des connexions anatomiques, des relations physiologiques des organes entre eux ; nous y négligeons totalement leur groupement en appareils, qui ne sont pas des entités fondées sur le principe histologique, et nous rapprochons ces organes uniquement selon leurs affinités histologiques. La notion d'appareil, en effet,

que les livres classiques d'Histologie ont seule adoptée jusqu'ici pour en faire la base de la division des chapitres, et qu'ils ont employée de la même façon que l'Anatomie et la Physiologie, est une notion anatomique et physiologique, qui n'a pas de sens histologique et que nous n'avons pas hésité à sacrifier. L'appareil est en effet ce complexe d'organes, pouvant être très différents les uns des autres par leur origine et leur structure, mais rapprochés dans l'espace ou même anatomiquement connexes, et concourant à un but physiologique commun : tels l'appareil de la vision, l'appareil génital, formés de parties, d'organes : la cornée, la rétine, le cristallin ; l'ovaire, l'utérus. Nous prendrons dans des appareils quelconques les organes qui nous paraissent devoir se rapporter à un même type commun. Ainsi le type « conduit » comprendra aussi bien l'uretère, pris dans l'appareil urinaire, que le canal de Wharton, emprunté à l'appareil digestif.

Cette classification ne nous a pas été dictée par le seul goût frivole de l'originalité et de la nouveauté et par le besoin de changer l'ordre classique. L'ordonnancement nouveau que nous adoptons a une double raison d'être : il est utile et il est logique.

Il est utile, en nous évitant des redites inutiles. Nous montrerons une fois pour toutes le type morphologique concret du viscère creux, sans avoir à reproduire chaque fois, à propos de chacun des organes construits selon ce type, l'exposé des relations qui existent entre l'épithélium et le chorion de la muqueuse, l'étude de l'agencement des muscles. Nous n'aurons plus ensuite qu'à examiner brièvement, pour chaque organe rapporté à ce type, les différences morphologiques qui l'en séparent et qu'a déterminées la fonction spéciale qu'il remplit dans tel ou tel appareil.

Notre nouveau dispositif des matériaux d'étude du tome II est en outre logique ; plus logique, il est aussi plus pratique, car on n'apprend vite et ne garde longtemps que ce que la raison accepte. Un seul exemple suffira à montrer ce nouvel avantage. L'usage veut que l'étude des divers organes qui forment l'appareil de la vision soit faite dans un même chapitre. Trouvés côte à côte par l'anatomiste, associés synergiquement par le physiologiste, ils ne sauraient être, croit-on, dissociés par l'histologiste. C'est cette dissociation que tout au contraire nous voulons opérer. Quel non-sens histologique plus complet en effet que la réunion classique de la cornée, du cristallin et de la rétine en un même chapitre, et quoi de plus stérile et de plus désastreux pour l'instruction histologique de l'étudiant ? On rapproche dans le temps ou dans l'espace, dans une séric continue de cours ou dans un même chapitre, des choses qui ne sont que connexes et conséquentes mécaniquement. Et cependant le seul rapprochement autorisé ici est celui fondé sur la forme intérieure, sur la structure semblable. C'est comme si un mécanicien trouvait entre une roue et une courroie

de transmission une analogie de substance, parce qu'il les voit frotter l'une sur l'autre ; comme si un botaniste croyait à des ressemblances botaniques entre une tulipe et une pensée, pour les avoir cueillies dans le même carré de jardin. Supposons au contraire que, conformément à l'esprit synthétique de la science histologique, qui ne craint pas les comparaisons, les rapprochements à grande distance, et dont le devoir est de les opérer soit chez l'individu, soit à travers la série animale entière, supposons que nous rapprochions dans un même chapitre la cornée de la peau, qu'en résultera-t-il ? Le plus heureux résultat pratique, au point de vue de l'instruction de l'étudiant, de la rapidité avec laquelle il apprendra le fait essentiel, de la profondeur de l'empreinte qu'il laissera dans le cerveau, de l'exactitude de la donnée scientifique et de sa juste localisation. L'étudiant ne retiendrait-il que ce point fondamental — la cornée c'est de la peau — que je le préférerais encore à celui qui, connaissant dans ses menus détails la structure de la cornée, ne se rendrait aucun compte des affinités histologiques de cet organe. Or, nous nous ferons le mieux comprendre si la peau et la cornée sont rapprochées dans un même chapitre, celle-ci présentée comme une modification de celle-là. Nous n'aurons plus qu'à ajouter ensuite, pour achever de nous faire comprendre, pourquoi et comment la cornée est de la peau modifiée. L'étudiant seul, qui aura de la cornée cette idée générale, corrigée par cette remarque particulière, pourra comprendre plus tard le caractère général et la forme spéciale des affections de la cornée.

Nous venons d'indiquer quel sera le principe de la division du tome II de cet ouvrage. Quant au présent volume, cette Cytologie générale et spéciale comprend trois parties. La première et la troisième forment la Cytologie générale, c'est-à-dire l'étude de la cellule ; dans la deuxième (Cytologie spéciale) sont étudiées les diverses sortes de cellules. La première partie comprend : le livre I (M. Prenant) avec la notion du protoplasma et de la cellule en général ; le livre II (M. Prenant), contenant la morphologie de la cellule ; le livre III (M. Maillard), avec des principes de physiologie cellulaire ; le livre IV (M. Prenant), indiquant les grandes lignes de la différenciation cellulaire et préparant ainsi les diverses sortes de cellules qui seront examinées dans la deuxième partie. Celle-ci, ou Cytologie spéciale (M. Prenant), comprend les livres V, VI, VII et VIII, spécialement consacrés à la cellule sensible, à la cellule musculaire, aux cellules nutritive et de soutien. La troisième partie (M. P. Bouin), qui revient à la Cytologie générale, étudie, dans les livres IX et XI la cellule en état de division, sa dégénérescence et sa mort. Le livre X (M. P. Bouin) contient la reproduction des individus ; on y trouvera exposée l'histoire des cellules germinales, la Morphologie et la Physiologie de la fécon-

dation, les principales théories sur l'Hérédité. C'est à M. Maillard que sont dus en outre les paragraphes d'ordre chimique disséminés dans tout le volume.

Pour des raisons qu'il n'est pas nécessaire d'indiquer et que tout le monde comprend, nous avons abondamment illustré cet ouvrage de figures en noir et en couleurs, dont le plus grand nombre sont originales.

A ce propos, nous devons des remerciements chaleureux à nos éditeurs, MM. Schleicher frères et Cie, qui ont fait tout le nécessaire pour donner à cet ouvrage une grande perfection matérielle. Les nombreuses illustrations qu'ils nous ont permis d'insérer dans le texte ont été reproduites avec le plus grand soin, avec un souci réellement artistique de l'aspect réel et des couleurs exactes des préparations histologiques. M. A. Costes, chef de fabrication de la librairie, a droit aussi à notre reconnaissance pour le zèle intelligent avec lequel il a dirigé l'exécution matérielle de la publication.

Nous sommes heureux aussi de remercier publiquement tous ceux, collègues et amis, qui nous ont aidés de leurs conseils ou de leur habile pinceau, et qui nous ont permis de dessiner leurs belles préparations (1).

Nous espérons avoir justifié, par les considérations un peu longues qui précèdent, le caractère nouveau et quelque peu insolite de cet ouvrage ; il sera en même temps notre meilleure excuse pour les imperfections nombreuses que nous lui connaissons.

A. Prenant.

(1) Nous remercions spécialement MM. Limon, Mercier, Vernier, qui nous ont exécuté de nombreux dessins ; MM. les professeurs Heidenhain, Cuénot, van der Stricht, Le Monnier, Léger, Nicolas, Vuillemin, Saint-Remy, à qui nous devons des conseils ou qui nous ont communiqué quelques préparations à dessiner ; MM. les docteurs Maziarski, Ancel, Maurice Bouin, Ch. Garnier, G. Thiry, Maire, Potron, à qui nous devons aussi plusieurs préparations histologiques.

TABLE DES MATIÈRES

LIVRE PREMIER

Le protoplasma et la cellule.

CHAPITRE PREMIER

Le protoplasma.

CHAPITRE II

La cellule.

LIVRE II

Morphologie de la cellule.

CHAPITRE PREMIER

Le cytoplasme.

CHAPITRE II

La membrane cellulaire.

CHAPITRE III

Le noyau.

CHAPITRE IV

Le centre cellulaire.

CHAPITRE V

Les organes spéciaux de la cellule.

LIVRE III

Caractères énergétiques et matériels de la cellule.

CHAPITRE PREMIER

Type d'équilibre moyen de la cellule.

CHAPITRE II

Variations dynamiques de la cellule.

LIVRE IV

Cellule embryonnaire et différenciation cellulaire. La cellule et les tissus.

CHAPITRE PREMIER

Théories générales de la différenciation cellulaire. Préformation et épigénèse.

CHAPITRE II

Caractères, facteurs et procédés de la différenciation cellulaire. Biomécanique de la cellule.

CHAPITRE III

Résultats de la différenciation cellulaire. La cellule et les tissus.

LIVRE V

Cellule sensible.

CHAPITRE PREMIER

Caractères généraux et développement des éléments sensibles.

CHAPITRE II

La substance nerveuse.

CHAPITRE III

Les éléments sensibles.

CHAPITRE IV

Rapports des éléments sensibles. Théories du système nerveux.

LIVRE VI

Cellules musculaires.

LIVRE VII

Cellules nutritives.

CHAPITRE PREMIER

Caractères généraux des cellules nutritives.

CHAPITRE II

La substance et les produits glandulaires. Mécanisme de la sécrétion glandulaire.

CHAPITRE III

Les cellules nutritives.

1° CELLULES NUTRITIVES ÉPITHÉLIALES

2° Cellules nutritives mésenchymateuses

LIVRE VIII

Cellules de soutien.

CHAPITRE PREMIER

Cellules épithéliales de soutien. — Cellules gliales du système nerveux.

CHAPITRE II

Cellules mésenchymateuses de soutien. — Catégories principales et caractères généraux des cellules de soutien.

CHAPITRE III

La substance de soutien.

CHAPITRE IV

La cellule et les tissus de soutien.

LIVRE IX

Multiplication des cellules.

CHAPITRE PREMIER

Description des principaux types de cytodiérèse.

CHAPITRE II

Essence du processus cytodiérétique. — Les mitoses de segmentation et leurs lois.

CHAPITRE III

Étude analytique des organes constitutifs de la figure cytodiérétique.

CHAPITRE IV

Théories sur le mécanisme de la division cellulaire.

CHAPITRE V

Division directe ou amitose.

LIVRE X

Reproduction des Individus.

CHAPITRE PREMIER

Phylogenèse de l'appareil sexuel. — Acquisition progressive du dimorphisme des éléments sexuels. — Le Soma et le Germen.

CHAPITRE II

Ontogenèse des cellules sexuelles. — La lignée germinale.

CHAPITRE III

Glande sexuelle indifférente et détermination du sexe. — Préspermatogenèse et spermatogenèse.

CHAPITRE IV

Histogenèse et morphologie du spermatozoïde.

CHAPITRE V

Ovogenèse et morphologie de l'œuf.

CHAPITRE VI

Signification de la spermatogenèse et de l'ovogenèse. — La réduction chromatique et l'hypothèse de l'individualité des chromosomes.

CHAPITRE VII

Phénomènes morphologiques de la fécondation.

CHAPITRE VIII

Physiologie de la fécondation.

CHAPITRE IX

Théories de l'hérédité.

LIVRE XI

Dégénérescence et mort de la cellule.

ERRATUM

Pages 2, ligne 15	au lieu de : *cenratle*, lire *centrale*.
5, ligne 31	— *propriété vivante*, lire *propriété vitale*.
8, ligne 5	— *fig.* 4, lire *fig.* 34.
20, ligne 46	— *drésents*, lire *récents*.
22, ligne 20	supprimer *la*, après le mot unité.
23, ligne 11	au lieu de : *avec, asstructure*, lire *avec sa structure*.
24, ligne 29	— *dérivé*, lire *dérive*.
24, ligne 43	— *anatomique*, lire *atomique*.
43, fig. 25, légende	— *pumeux*, lire *spumeux*.
55, ligne 17	*fig.* 33-35, lire *fig.* 33-34.
60, en note	— εργακομαι lire εργαζομαι.
68, fig. 48, légende	— *Thyzanoon*, lire *Thyzanozoon*.
89, fig. 79, légende	— *Dendrocoel*, lire *Dendrocœlum*.
112, ligne 43	— *fig.* 8 lire *fig.* 7.
116, fig. 115, légende	lire : *dans la couche lymphoïde superficielle du foie d'un Triton.*
124, dern ligne	— *électivement en vert ou en violet.*
137, fig. 140, légende	au lieu de : *Nebenkorper*, lire *Nebenkœrper*.
147, ligne 32	— *astrophère*, lire *astrosphère*.
148, ligne 27	— *qui est inclus*, lire *qui y est inclus*.
148, ligne 38	— *Ce sont donc*, lire *C'est donc*.
163, fig. 163, légende	— EHRCN, lire EHREN.
167, fig. 171, légende	La lettre *p* de la légende est destinée au trait de renvoi dépourvu de lettre dans la figure. Au lieu de *m*, micronucléus, lire *n*.
172, fig. 178, légende	lire : *montrant le plateau strié*.
188, fig. 194, A	La lettre *s*, *suspenseur*, répond à la partie inférieure du dessin.
188, ligne 11	au lieu de : *sécrétées*, lire *sécrétrices*.
196 fig. 205, légende	— *parasite*, lire *parasitée*.
197, ligne 7	— *précocité*, lire *présence*.
233, ligne 15	— *diversions*, lire *divers ions*.
259, ligne 7	— *utile*, lire *utiles*.
292, fig. 249, légende	— *Metcknikovi*, lire *Metchnikovi*.
298, ligne 8	— SCYMONOWICZ, lire SZYMONOWICZ.
304, fig. 261, légende	— BLAINV, lire BLAINY.
	— KORSCHEIT, lire KORSCHELT.
322, ligne 9	— *théorie de neurone*, lire *théorie du neurone*.
341, ligne 14	— *transféré*, lire *transférée*.
342, ligne 14	— *intragemsal*, lire *intragemmal*.
351, fig. 299, légende	Ajouter : *spi*, *sillon spiral interne*.
358, ligne 15	Ajouter à *larve de Dytique : et de Hanneton*.
359, lignes 3 et 4	transposer les mots *externe* et *interne*.
363, ligne 16	au lieu de : *surmontent*. lire *surmonte*.
367, ligne 2	— *rétiennes*, lire *rétiniennes*.
389, ligne 24	— *de la gaine*, lire *la gaine de*.
391, ligne 11	— GEDOELTS, lire GEDOELST.
424, ligne 19	— *Capitellides*, lire *Capitellidés*.
429, ligne 22	— la *carnine*, lire *l'acide carnique*.
444, ligne 22	— *renferment*, lire *renfermant*.
467, fig. 406, légende	— *s, sarcoplasme*, lire *s, sarcolemme*.
478, 2e avant dern. ligne	— *ce qui est*, lire *ce qu'est*.
487, fig. 420, légende	— *cs, caryosomes*, lire *c. caryosomes*
505, ligne 21	— *stomadaeum*, lire *stomodaeum*.
508, ligne 20	— *physiologiques*, lire *physiologique*.
508, ligne 31	supprimer la.
509, ligne 28	au lieu de : *les deux fibrilles*, lire *les fibrilles*.
510, ligne 41	— *ou*, lire *en*.
515, fig. 446 légende	— *corné*, lire *cornée*.
	— *sécrété*, lire *sécrétée*.
542, note 3e ligne	— *Parmi*, lire *Pour*.
561, dern. ligne	supprimer *dont*.
565, ligne 40	au lieu de : *des*, lire *de*.
571, fig. 502, légende	— *viso-formative*, lire *vaso-formative*.
583, ligne 10	transposer le et la.
587, fig. 511, légende	au lieu de : *L. Esoxlucius*, lire *Esox lucius L.*
614, fig. 533, légende	— *Clénophore*, lire *Cténophore*.
648, ligne 18	— *porcelaine*, lire *porcelainé*.
735, titre	— *article* 3, lire *III*.
786, fig. 661, légende	— *sp*, lire *csp*.
843, ligne 10	— *Alloobophlora*, lire *Allolobophora*.
893, ligne 8	— *Shynchelmis*, lire *Rhynchelmis*.
896, ligne 12	— *fig.* 7644, lire *fig.* 762.
941, 2e avant-dern. ligne	— METSCHNIKOFF, lire METCHNIKOFF.

CYTOLOGIE GÉNÉRALE ET SPÉCIALE

LIVRE PREMIER

LE PROTOPLASMA ET LA CELLULE

CHAPITRE PREMIER

Le Protoplasma.

Article premier. — NOTION OBJECTIVE DU PROTOPLASMA.

1° NOTION BIOLOGIQUE GÉNÉRALE DU PROTOPLASMA

Le *protoplasma* est le substratum des êtres vivants et l'agent des phénomènes vitaux.

Voici deux individus vivants :

L'un est un animal, tout à fait inférieur ; il appartient au groupe des Protozoaires ; c'est une « Amibe » (fig. 1). L'autre n'est que l'un des nombreux éléments constituants d'un animal supérieur, d'un Métazoaire ; c'est un « amibocyte », le globule blanc de la lymphe de Grenouille (fig. 2). La masse principale de l'un et de l'autre est formée par du protoplasma. C est cette sorte de chair (sarcode) molle et diffluente, plus consistante à la périphérie que dans la région centrale de l'individu, presque transparente et amorphe dans la partie corticale de l'amibe et de l'amibocyte, opaque et grossièrement granuleuse dans la portion centrale ; c'est cette masse qui change lentement de forme, qui s'étire en prolongements ou pseudopodes et se meut sous le microscope, et dont les mouvements et en général toutes les manifestations vitales sont la réponse à une excitation et font ainsi voir qu'elle est excitable, sensible.

Tel est le protoplasma, tel que l'ont découvert, de 1835 à 1845, Dujardin, qui le nomma « sarcode » chez les êtres inférieurs, les Amibes par exemple ; Purkinje, qui le trouva dans la matière des embryons des animaux et lui donna son nom de protoplasma; Hugo Mohl, qui le décrivit dans les cavités dont il vit les plantes creusées et qui fixa ses caractères essentiels.

La totalité du protoplasma contenu dans l'un et dans l'autre éléments forme un ensemble qui est le *corps protoplasmique*. Il y a du reste dans l'Amibe et dans l'amibocyte autre chose que le corps protoplasmique, et, par suite, devrait-on conclure, autre chose que du protoplasma. On y voit un « noyau » (*n*) ; c'est la masse cenratle plus claire, arrondie et entière

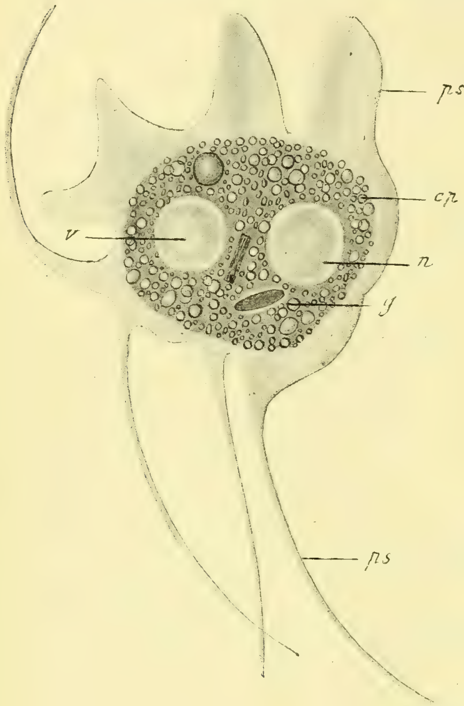


Fig. 1. — *Amibe à prolongements, les uns pseudopodiques et larges, les autres filiformes et flagelliformes* (g. Mastigamœba *ou* Podostomum).

v, vésicule contractile. — *cp*. corps protoplasmique. — *ps*, pseudopodes. — *n*, noyau. — *g*, particules alimentaires. × 250.

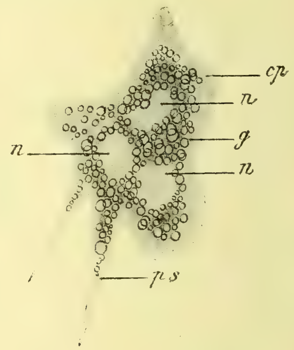


Fig. 2.— *Amibocyte de la lymphe de Grenouille, variété grossièrement granuleuse (à l'état vivant).*

cp, corps protoplasmique. — *ps*, pseudopodes. — *n*, noyau de forme irrégulière. — *g*, grains contenus dans le corps protoplasmique. × 750.

dans l'un, de forme irrégulière et tripartite dans l'autre, d'ailleurs dépourvue de mouvement propre. Des corps variés s'y trouvent encore; les uns ont été produits par le protoplasma lui-même, comme les grains (*g*) de l'amibocyte; les autres ont pénétré dans le corps protoplasmique, venus du dehors, tels que les particules alimentaires (*g*) de l'Amibe.

Deux remarques sont nécessaires au sujet de l'emploi du terme de protoplasma.

Si le noyau de l'Amibe et de l'amibocyte est une partie vivante, et l'observation montre, on peut dès à présent l'avancer, qu'il en est une, il doit, lui aussi, comme le corps protoplasmique, être essentiellement formé de ce protoplasma, qui est le substratum et l'agent de la vie. En outre de la masse de protoplasme qui constitue le corps protoplasmique, il doit y avoir un protoplasma nucléaire, formant le noyau. Il ne peut y avoir de « théorie du

protoplasma» (M. Schutze), c'est-à-dire de théorie plaçant le protoplasma à la base des phénomènes vitaux, qu'à la condition que ce protoplasma réside à la fois dans le corps protoplasmique et dans le noyau.

En second lieu, si les corps étrangers semés dans le protoplasma de l'Amibe et de l'amibocyte sont volumineux, bien délimités et facilement reconnaissables, ils pourront être aisément distingués par l'observation du protoplasma lui-même. Mais si ces corps sont petits, confondus dans le protoplasma et peu caractérisés, comme le sont par exemple les grains très fins qui donnent au protoplasma son aspect grenu, comme le sont les gouttelettes diffuses dans sa masse et l'imbibant à la façon d'un suc, il deviendra bien difficile de les distinguer du protoplasma. Et enfin, puisqu'on trouve dans le protoplasma des corps très petits et des corps diffusés dans sa masse, on peut supposer qu'il en existe encore de plus ténus et de plus intimement mélangés au protoplasme.

De cette observation et de la supposition qu'elle fait naître, il suit que le biologiste se voit placé dans l'alternative suivante :

Ou bien, poursuivant au delà du domaine de l'observation son analyse histologique, il continuera logiquement à séparer du protoplasma, c'est-à-dire de la substance vivante, les grains, les gouttelettes, les enclaves de toutes sortes, aussi petites qu'il pourra se les représenter, et voici ce qu'il conclura : Le protoplasma, tel que les premiers observateurs l'ont vu et tel que l'Amibe et l'amibocyte nous l'ont présenté, c'est-à-dire tel qu'on le voit dans les circonstances ordinaires de l'observation histologique, tel même que nous pouvons espérer le voir avec les meilleures lentilles, n'est pas le vrai protoplasma, celui de la définition, c'est-à-dire le substratum des êtres vivants, l'agent des phénomènes de la vie. Ce substratum, cet agent de la vie ne nous est pas et ne peut nous être connu par l'observation directe. Nous n'observons pas en effet l'état pur de ce substratum, mais des formes dérivées, modifiées et surchargées. Nous ignorons aussi l'essence même de la fonction de cet agent et ne connaissons que les manifestations de son activité. Le protoplasma n'est pas actuellement une chose objectivement connue. C'est une notion biologique théorique et une vue métaphysique au delà des faits constatés, une notion morphologique pour les morphologistes, physiologique pour les physiologistes. Il restera à déterminer cette notion, et puisque nous ne voyons pas le protoplasma, il restera à l'imaginer tel qu'il doit nécessairement être pour être le protoplasma de la définition.

Ou bien le biologiste, s'imposant une conception du protoplasma qui demeure dans les limites des phénomènes d'observation, arrêtera son analyse histologique à l'endroit où le microscope lui refuse ses services et tirera de ses observations toutes les conséquences qu'elles comportent. C'est que le substratum des êtres vivants, le protoplasma, n'est autre que ce mélange de corps gros et petits, de substances solides et liquides, de corps que l'on voit et d'autres qui sont trop petits pour être reconnus ; l'agent des phénomènes vitaux est ce complexe de corps tous diversement actifs et plus ou moins vivants, selon leur nature et selon leur grosseur, et la vie est la résultante de la collision de tous ces corps. Il n'y a pas lieu de chercher une substance vivante, en qui la vie réside à l'exclusion des autres, un proto-

plasma pur, seul actif, seul vivant, la substance primordiale, sans surcharge ni mélange ; il existe une foule de substances vivantes.

Il n'y a pas à se figurer la vie comme un phénomène d'une essence particulière que nous ignorerons toujours et dont les effets extérieurs seuls peuvent être connus. Protoplasma est une notion biologique objective, morphologique aussi bien que physiologique, que l'on doit demander à la physique et à la chimie.

2° NOTIONS PHYSIQUE ET MORPHOLOGIQUE DU PROTOPLASMA

A. **Caractères physiques.** — Examiné chez les Amibes par exemple, le protoplasma a l'aspect d'une masse visqueuse, semi-liquide, incolore, réfringente. C'est cette réfringence qui permet de distinguer dans l'eau les filaments de protoplasme les plus ténus, les longs et grêles pseudopodes que certaines Amibes étendent au loin avec la plus grande rapidité. La cohésion, la plasticité, l'élasticité sont aussi des qualités physiques du protoplasma constatées par l'expérience. Il faut voir, pour s'en convaincre, certains éléments en mouvement, comme notre amibocyte de la lymphe de Grenouille, engagés dans des passages trop étroits pour eux ; la facilité avec laquelle ils se déforment pour passer, et avec laquelle déformés ils reprennent leur figure première ; la résistance aussi qu'ils opposent aux forces qui tendraient à les rompre.

Ce sont là des propriétés physiques qui ne mettent pas le protoplasma hors les substances dites inorganiques, et qui autorisent au contraire à lui attribuer une structure comparable à celle de ces substances, quoique beaucoup plus compliquée et d'une complexité aussi grande qu'on voudra. Les lois physiques, celles par exemple des phénomènes capillaires, régissent les manifestations du protoplasma comme celles des corps non organisés.

Il n'y a donc pas, au point de vue physique, entre les corps inorganisés et le protoplasma, la lacune infranchissable qu'on admettait y exister.

Une qualité du protoplasma vivant, celle-là tout au moins, semblait lui appartenir en propre et lui assigner une place à part, en révélant en lui une structure particulière différente de celle des corps inorganiques. C'est qu'on peut détruire du protoplasma, par exemple mécaniquement : si l'on broie du protoplasma en le comprimant entre deux lames de verre, ses propriétés changent, il cesse d'exister en tant que protoplasma.

Une observation superficielle pourrait aisément faire croire qu'un semblable phénomène ne saurait se présenter dans le monde des corps qualifiés de bruts, inertes, inorganisés, non vivants. C'est une erreur. En supposant même pour un instant que le protoplasma vivant soit une substance unique et chimiquement définie, ce qui est faux, la chimie connaît une foule de substances pures, de composés parfaitement définis, chez lesquels une influence très simple, comme un choc ou une compression, un échauffement ou un éclairement subit, etc., suffit pour déterminer des modifications plus ou moins profondes : isomérisations, polymérisations, décompositions, explosions. Nous en pourrions citer maint exemple : bornons-nous à des

composés banalement connus de tous, le fulminate de mercure ou la nitroglycérine. Si la compression de molécules aussi simples que $C^2HgAz^2O^2$ ou $C^3H^5Az^3O^6$ suffit à produire les violents effets clastiques que l'on sait, pourquoi s'étonner que des actions mécaniques du même genre arrivent à détruire des molécules aussi immensément complexes que celles qu'il faudrait supposer aux protoplasmas. Mais les protoplasmas ne sont pas des espèces chimiques : ce sont des mélanges très complexes de corps nombreux, et dont les plus importants, les protéides, possèdent des molécules vraiment énormes, extrêmement riches en atomes et d'architecture extrêmement compliquée, partant délicate et fragile. On conçoit que des influences mécaniques puissent facilement produire dans cette masse des changements chimiques importants, qui peuvent avoir lieu, non plus seulement aux dépens d'une seule espèce de molécules, mais par voie d'échanges entre corps différents.

Ce n'est pas tout encore ; car les phénomènes vitaux du protoplasma ne dépendent pas seulement de la nature des substances qui le composent, mais de la structure physique suivant laquelle sont distribuées ces substances, et des espaces capillaires qui constituent cette structure. Or on sait aujourd'hui que, dans les espaces très petits qualifiés de capillaires, les réactions chimiques ordinaires peuvent ne plus se produire, et des types nouveaux de réactions peuvent apparaître. Le *monde capillaire* est un monde nouveau, un monde spécial, où les distances intermoléculaires ne sont plus, comme dans la chimie de nos laboratoires, négligeables par rapport à la surface même des corps; c'est un microcosme dont nous ne savons encore à peu près rien, sinon que ses phénomènes diffèrent beaucoup de ceux que nous connaissons. Détruire par effraction un système capillaire, c'est donc détruire ses conditions propres de fonctionnement, c'est changer le genre des réactions qui s'y produisent, c'est le « tuer ». Si l'on veut comprendre les propriétés spéciales du protoplasma, ce n'est pas en se réfugiant, à la façon des autruches, dans une croyance résignée à une « force vitale », à une « propriété vivante » mystérieuse et supérieure, qu'on y parviendra : c'est par l'étude, pour ainsi dire vierge encore, de la chimie des protéides, d'une part, des espaces capillaires, de l'autre.

Puisque le protoplasma n'occupe pas une place à part dans la série des corps, et que les lois physiques doivent lui être applicables, il faut connaître aussi exactement que possible sa consistance, son *état d'agrégation*. Non pas cependant que l'on doive se poser avec anxiété, comme l'ont fait beaucoup d'histologistes, la question de savoir si le protoplasma est *solide ou liquide*. Cela n'a aucune importance. La physique n'a jamais pu établir une démarcation entre les corps « fluides » et ceux qui ne le sont pas ; une classification aussi absolue, outre qu'elle est contraire à l'état naturel des choses, n'est pas du tout nécessaire pour concevoir la structure physique du protoplasma.

L'observation nous le montre semi-pâteux, ni solide, ni liquide, et telle est en effet, selon Brücke, sa véritable forme d'agrégation; il n'y a pas plus lieu de se poser la question pour le protoplasma que pour le corps de l'escargot, de savoir s'ils sont solides ou liquides. Il est solide, disent les uns, car s'il ne l'était pas, s'il était liquide, il ne pourrait être organisé, et avoir la structure

relativement fixe qu'on lui connaît et que nous lui trouverons plus tard. Le protoplasma est un liquide plus ou moins visqueux, répondent le plus grand nombre des biologistes (BERTHOLD, BÜTSCHLI, VERWORN, RHUMBLER et d'autres) ; les lois de l'hydromécanique, celles de la tension superficielle des liquides, expliquent de la façon la plus satisfaisante la plupart des agents et des manifestations du protoplasma.

C'est à l'eau, bien entendu, que le protoplasma doit son état liquide. Cette eau n'est pas intramoléculaire, observe RHUMBLER, et le protoplasma vivant ne peut être considéré comme un hydrate de protoplasma, d'autant que le protoplasme anhydre ne pourrait pas exister. Si l'eau était intramoléculaire et non pas simplement une eau d'imbibition, si elle était chimique et non physique, il ne pourrait y avoir de plante gelée, de grenouille gelée, capables de reprendre ensuite leur activité ; car la structure moléculaire dont l'eau ferait partie aurait été détruite par la congélation, et la vie aurait cessé.

B. **Caractères morphologiques.** — Les caractères morphologiques d'un corps vivant sont ceux de la *forme extérieure* et de la *forme intérieure* de ce corps. Les caractères de forme intérieure, ou, comme on dit plus habituellement, les caractères de *structure*, sont le plus souvent du domaine microscopique.

La *structure microscopique* du protoplasma sera décrite avec détails dans le chapitre suivant. Mais il faut, dès à présent, que nous en prenions une idée générale, que nous en fixions les traits principaux.

Le premier point à établir, c'est que la *structure morphologique*, histologique, vue au microscope, n'est que l'*amplification de la structure physique* que nous ne voyons pas et que nous devons supposer. Il n'y a, en somme, comme l'a dit HEIDENHAIN, qu'une différence de degré et non de nature entre les deux structures. Si l'on examine à un grossissement très faible (à 60 diam. par exemple) la coupe transversale d'un muscle, on lui trouvera une certaine texture ou architecture, c'est-à-dire une structure grossière ; le muscle paraîtra décomposé en champs ou faisceaux, dont chacun se composera d'un certain nombre de champs polygonaux plus petits ou élémentaires, représentant la section des fibres musculaires (fig. 3, A). A un grossissement plus fort, par exemple de 400 diamètres, on verrait que les fibres musculaires se décomposent chacune en champs plus petits ou colonnettes musculaires (fig. 3, B). Examinant ces colonnettes, à leur tour, avec un objectif très puissant, donnant 2.000 diamètres, on verrait qu'elles se composent de fibrilles très fines, qui paraissent irréductibles (fig. 3, C). Certains indices et l'expérience acquise par cette série d'observations conduisent à penser que ces fibrilles ne sont cependant pas le dernier terme de l'analyse microscopique, et permettent de supposer qu'avec des lentilles plus puissantes on pourrait décomposer encore ces prétendues unités fibrillaires. De même, en examinant une cellule glandulaire, par exemple, avec un objectif assez faible, on lui trouverait une structure alvéolaire grossière, on la verrait creusée de cavités ou alvéoles contenant les produits de sécrétion dus à l'activité cellulaire. En l'observant avec des objectifs beaucoup plus forts, on constaterait que les grossières travées qui séparent les grands alvéoles de la cellule ont elles-mêmes une structure alvéolaire, se réduisent à un système de trabécules très fines qui limitent des alvéoles très petits. Il est pro-

bable que l'emploi de lentilles plus grossissantes encore montrerait que ces trabécules très fines, et en apparence homogènes, offrent à leur tour une structure alvéolaire, et ainsi de suite. Ainsi donc, bien qu'ayant pénétré le plus avant possible dans l'analyse microscopique du muscle, de la cellule, nos acquisitions ne représentent encore cependant que le dixième de ce que nous devons connaître ; les neuf dixièmes qui nous manquent, et que nous ne pouvons observer directement, appartiennent à la structure moléculaire, à la constitution physique. Celle-ci ne diffère pas essentiellement de la structure microscopique, qui n'est que la copie agrandie de la première. Le protoplasma de la cellule glandulaire doit être imaginé comme formé d'un système

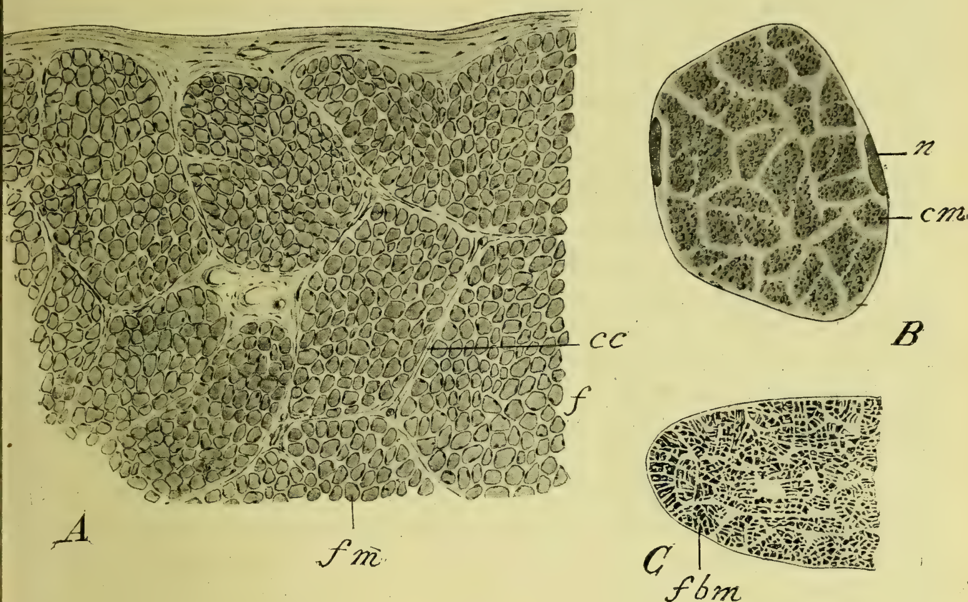


Fig. 3. — *Texture, structure microscopique fine et très fine de la substance d'un muscle*, d'après les données de Heidenhain.

A. — Coupe transversale d'un muscle de Mammifère. — *f*, faisceaux musculaires. — *cc*, cloisons conjonctives qui les séparent. — *fm*, fibres musculaires dont se composent les faisceaux. × 60.
B. — Coupe transversale d'une fibre musculaire d'un Mammifère. — *cm*, colonnettes musculaires. *n*, noyaux de la fibre musculaire. × 400.
C. — Coupe transversale d'une portion de fibre musculaire, intéressant plusieurs colonnettes, dans un muscle de la chenille de *Bombyx Neustria*, d'après Heidenhain. × 2000. — *fbm*, fibrilles musculaires.

d'alvéoles très fins, plus que microscopiques. Nous sommes amenés à nous représenter hypothétiquement la substance musculaire comme constituée en dernière analyse par des fibrilles moléculaires, c'est-à-dire par des alignements longitudinaux de molécules. Ce sont ces alvéoles hypothétiques, ces fibrilles moléculaires vues par l'esprit, qui sont seules réellement élémentaires.

Un second point à faire valoir est la *ressemblance de structure* qu'il y a *entre les corps organisés et le protoplasma vivant et les substances mortes d'origine organique ou les substances brutes inorganiques*. Bütschli a publié là-dessus un superbe atlas de microphotographies, exécutées à de très forts

grossissements. Il y montre une structure alvéolaire semblable dans des émulsions d'huile ou de gélatine, dans des solutions de blanc d'œuf, de collodion et de silice, dans des sphérocristaux d'inuline et de divers sels minéraux, dans les axes cornés des Gorgones et dans les cartilages costaux du Veau (fig. 4). Il prouve ainsi qu'au moins dans certaines conditions d'observation et de technique, la substance des corps organisés et celle des corps bruts offrent une structure identique.

En troisième lieu, le protoplasma étant vivant et soumis à des changements ne peut, comme la substance brute, présenter toujours la même forme ni la même structure, du moins la même structure apparente. Car il faut bien que des aspects différents traduisent ces changements du protoplasma, qui sont en rapport avec des manifestations vitales différentes.

Ces divers aspects se résument en des changements de forme et en des changements de structure, les premiers n'étant au fond que la traduction extérieure des seconds. Les changements de forme d'un corps protoplasmique consisteront, par exemple, dans la formation d'expansions du protoplasma, telles que les Amibes permettent si aisément d'en observer, telles que celles que l'on a constatées (His) sur des blastomères de poisson. Quant aux changements de structure, les histologistes en jugent le plus ordinairement par l'examen comparatif des cellules mortes, tuées par les réactifs, à différents moments de leur vie fonctionnelle ; observant alors des structures différentes, ils les considèrent comme des *structures fonctionnelles*, liées chacune à un état physiologique particulier de la substance vivante.

Dans toute cellule qui, à un certain moment de la vie, offrait un protoplasma apparemment homogène ou de structure réticulée, paraissent ensuite des filaments distincts, qui changent en une structure filamenteuse l'état homogène ou réticulé primitif, tandis qu'un peu plus tard il s'y forme des granules qui transforment en une structure granulaire la constitution du protoplasma cellulaire ; voilà une succession de structures fonctionnelles. Si l'on compare l'une à l'autre deux phases très éloignées de la vie d'une cellule, un stade jeune et un stade adulte, dans lesquels le fonctionnement cellulaire diffère certainement beaucoup, on pourra s'attendre à trouver et on trouvera en effet des différences structurales correspondantes, qui caractériseront les deux états fonctionnels de la vie cellulaire.

Dans la cellule jeune, le protoplasma sera à peu près pur, sans surcharge d'aucune sorte, sans différenciation chimique ou modification physique appréciable ; on en aura un exemple dans des cellules embryonnaires quelconques, celles qui font partie du point végétatif d'une racine ou d'une tige dans une plante en voie d'accroissement, ou celles qui constituent le germe embryonnaire d'un animal ou d'une plante. Le protoplasma de la cellule adulte, au contraire, sera surchargé de matériaux fabriqués par elle, d'amidon, par exemple, comme dans une cellule prise en un point de la tige suffisamment éloigné du point végétatif ; ou bien il sera différencié en fibrilles, comme dans une cellule musculaire, en substance cornée, comme dans un élément épidermique d'un animal adulte. A la suite des structures fonctionnelles, il faudra distinguer des *structures différenciées*. Mais on ne tracera pas entre ces deux catégories de ligne de démarcation tranchée. La différenciation du protoplasma et de la cellule n'est qu'un changement persistant et, par suite,

le plus souvent irrévocable ; la structure différenciée n'est qu'une structure fonctionnelle fixée, et, par conséquent, généralement définitive.

En dernier lieu, il convient d'expliquer la valeur de certains termes, protoplasma, idioplasma, plasma, qui correspondent aux idées de structure fixe, de variation et de différenciation structurales de la substance vivante.

Par *protoplasma* (plasma primitif), on entend désigner une substance primordiale organisée, c'est-à-dire d'une structure inconnue, mais déterminée, quoique très compliquée, qui est un mélange de divers corps chimiques. Ce protoplasma doit évidemment avoir des caractères différents et, par suite, une composition chimique quelque peu différente, dans les diverses espèces animales, chez des individus différents, dans les diverses cellules de l'organisme ; on appellera *idioplasmas* (c'est-à-dire protoplasmas propres à ces espèces, à ces individus et à ces cellules) ces différentes sortes de protoplasmas. Enfin, il est certain que la substance des cellules chargées de leurs produits ou différenciées ne sera plus le protoplasma pur et simple de la cellule embryonnaire primitive. On pourra, si l'on veut, nommer *plasma* le protoplasma augmenté des produits divers de son activité variable et en partie transformé par différenciation. Ce plasma est représenté par une constante, le plasma primitif ou protoplasma, et par des variables qui sont les produits secondaires du protoplasma. Ces produits tantôt sont déposés en dehors de la masse protoplasmique primitive et sont devenus étrangers à sa constitution, tels les grains d'amidon d'une cellule végétale ; on les rassemble sous le nom générique de *deutoplasma* (plasma secondaire) (Van Beneden) ou sous celui de *paraplasma* (plasma à côté du protoplasma) (v. Kupffer). Tantôt les produits de l'activité du protoplasma ne cessent pas de faire partie de la constitution même de la substance cellulaire, telles les fibrilles d'une cellule musculaire ; les produits de différenciation qui forment cette catégorie ont été réunis sous la dénomination commune d'*alloplasma* (v. Meyer, Kölliker).

3° NOTIONS CHIMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DU PROTOPLASMA

A. **Caractères chimiques.** — Ainsi qu'on a déjà eu l'occasion de le voir (p. 3), il serait illusoire de chercher à définir chimiquement le protoplasma comme une entité à signification précise. *Il n'existe pas un protoplasma*, espèce chimique de composition et de constitution données ; *il n'existe même pas des protoplasmas*, espèces chimiques variées formant un groupe naturel à propriétés générales communes. *Tout protoplasma est un mélange fort complexe* d'un certain nombre d'individualités chimiques qui, elles, sont bien définies, et dont quelques-unes sont actuellement parfaitement connues en ce qui concerne leur composition et même la constitution intime de leur molécule, le nombre et l'arrangement de leurs atomes. Pour la plupart de ces substances chimiquement définies qui entrent dans la composition des protoplasmas, nos connaissances sont toutefois, à l'heure présente, fort défectueuses. C'est à peine si on a pu réussir à isoler quelques-uns des principes multiples du protoplasma vivant, et pour ceux-là mêmes les diffi-

cultés matérielles auxquelles se heurte l'étude chimique sont telles qu'on n'a pu réussir jusqu'à présent à déterminer la constitution et les propriétés de leur molécule. La connaissance chimique du protoplasma laisse donc beaucoup à désirer.

On peut cependant établir une *classification biologique parmi les différentes substances trouvées dans les cellules.*

1° En premier lieu certains corps jouent un rôle alimentaire et parviennent au protoplasma de la cellule à l'état de matériaux bruts destinés à prendre place, après une élaboration et des transformations plus ou moins profondes, parmi les éléments structuraux eux-mêmes de la cellule. Ceux dont la constitution est relativement simple sont connus. Sels minéraux, graisses, hydrates de carbone, etc... Mais les plus importants, pour l'économie, sont déjà très compliqués et fort mal connus, comme les albuminoïdes du plasma sanguin et des liquides lymphatiques, par exemple. On conçoit qu'ils pénètrent dans le protoplasma avant d'être assimilés par lui, et qu'on puisse les y rencontrer comme constituants transitoires surajoutés aux vrais constituants fixes. Mais leur rôle dans le protoplasma, quoique très important au point de vue physiologique, est cependant trop indirect pour qu'on puisse s'y arrêter ici.

2° Les matières protéiques du protoplasma ne fonctionnent qu'au détriment de leur propre substance et ne fournissent à la vie les quantités d'énergie nécessaires que grâce à des transformations diverses qui aboutissent finalement à des molécules de plus en plus simples. Cette simplicité relative fait que ces substances sont précisément les plus faciles à extraire, à obtenir pures et cristallisées, dont l'étude est la plus avancée et qui fournissent dans l'état actuel de nos connaisances les chapitres les plus intéressants de la chimie biologique. Mais tous ces produits de désassimilation (bases puriques, uréïdes, bases créatiniques, alcaloïdes divers, acides, phénols, etc.) ne présentent, relativement à la composition même du protoplasma, qu'un intérêt secondaire, de même que les aliments. Ils sont sujets d'ailleurs à bien des transformations ultérieures, soit extracellulaires et se passant dans les liquides ambiants, soit même intracellulaires, les déchets d'une cellule étant repris par l'autre, comme la cellule rénale remanie par exemple les produits de l'activité de la cellule hépatique.

3° D'autres substances sont mises en réserve par le protoplasma pour être utilisées plus tard et fournir leur énergie latente au fur et à mesure des besoins : ce sont les glycogènes, les amidons, les graisses, etc., qu'on ne pourra étudier non plus à un point de vue général, et dont on dira seulement quelques mots à l'occasion des espèces cellulaires où ils prennent un développement vraiment remarquable, comme les graisses dans le tissu adipeux.

4° De même que certaines cellules sont, comme on le verra plus loin, fortement différenciées au point de vue morphologique et adaptées étroitement à une fonction spéciale, de même il arrive souvent qu'elles se chargent de substances spéciales, à rôle physiologique bien délimité, comme les lécithines et les protagons des cellules à myéline, qui viennent former une gaine isolante aux cylindraxes nerveux, comme la chlorophylle des cellules vertes végétales ou l'hémoglobine des globules du sang, chargées de fixer

synthétiquement l'anhydride carbonique et la vapeur d'eau de l'atmosphère, ou de véhiculer l'oxygène à travers l'organisme des Vertébrés. Ces corps seront, comme les substances de réserve, cités tour à tour aux chapitres convenables.

5° Parmi les matériaux qui entrent véritablement dans la structure des organismes, il en faut distinguer deux groupes. Le premier comprend les substances de soutien, élastine des ligaments, conjonctine des membranes, osséine des os, kératine des productions épidermiques, etc. Ce sont des corps extraprotoplasmiques qui ne diffèrent des autres produits de sécrétion que par leur conservation sur place et leur utilisation au bénéfice de la stabilité des associations cellulaires ; eux aussi seront étudiés isolément quand l'occasion s'en présentera.

6° Les véritables constituants chimiques du protoplasma sont ceux que l'on retrouve dans toutes les variétés de cellules, quelle que soit leur adaptation, et que l'on doit considérer comme faisant partie intégrante du protoplasma dans ce qu'il a de plus irréductible. Outre certains éléments minéraux, les lécithines et les cholestérines, peut-être les glycogènes, il faut citer les matières protéiques. Ce sont peut-être, mais à coup sûr dans une proportion fort restreinte, les globulines et les albumines ; ce sont essentiellement les protéides, glycoprotéides, et surtout protéides phosphorées. Leur étude est trop intimement liée à celle des phénomènes fonctionnels de la cellule pour qu'il soit possible de l'en séparer : on en trouvera au *Livre III* les traits les plus saillants.

En résumé, de ces six classes physiologiques de corps : matériaux alimentaires, produits de désassimilation, réserves, instruments rigoureusement spécialisés, substances de soutien, constituants protoplasmiques vrais, la dernière seule est essentielle et générale. Les autres sont secondaires, et les deux premières même si accessoires qu'il n'en sera pas question plus longuement dans cet ouvrage cytologique.

B. **Rôle physiologique du protoplasma.** — Si le protoplasma s'est révélé comme le substratum morphologique des phénomènes de la vie, il est certain par suite que c'est à lui que doit revenir le rôle fondamental et caractéristique dans le fonctionnement des êtres vivants. Tous les grands phénomènes physiologiques ont leur siège dans le protoplasma, et ceux qui peuvent lui être rapportés ne sont que des résultantes, des conséquences des premiers. C'est pourquoi on a pu dire avec raison (Vervorn) que la physiologie générale ne peut être qu'une physiologie cellulaire.

Les processus chimiques les plus essentiels de la vie se passent en effet, non point dans le milieu ambiant où sont plongées les cellules, non pas même dans les enclaves de cette cellule et les sucs qui imbibent les mailles du protoplasma, mais bien dans l'intimité même de ce protoplasma. Cette conception n'a pas toujours répondu à l'opinion courante, mais les recherches modernes, et particulièrement les travaux de A. Gautier sur le fonctionnement anaérobie des éléments anatomiques des organismes supérieurs ont prouvé que le protoplasma est le siège des phénomènes de réduction et de synthèse, alors que les oxydations et les dédoublements que subissent extérieurement les produits en dehors du protoplasma ne présentent qu'un caractère physiologique moins important, ne fournissant à l'organisme que

des quantités d'énergie fonctionnelle, mais non des substances structurales.

Et, de même que le protoplasma, grâce à ses synthèses, est le véritable fabricateur des substances vivantes, c'est lui aussi qui est le siège des phénomènes physiques, mouvements, contractions, etc., corrélatifs des transformations de l'énergie. On est donc amené à considérer le protoplasma comme le type physiologique de la matière vivante, de même qu'il en était le type morphologique. Cette notion générale sera développée au *Livre III* par l'étude des détails les plus intéressants de la physiologie cellulaire, c'est-à-dire *des phénomènes élémentaires de la vie*, après que le *Livre II* aura donné les développements nécessaires sur la notion morphologique du protoplasma.

Article 2. — CONCEPTIONS THÉORIQUES DU PROTOPLASMA

(HISTOIRE ET CRITIQUE DE LA NOTION DU PROTOPLASMA)

Nous avons esquissé plus haut à très grands traits ce que l'on sait actuellement sur les propriétés physiques et les caractères morphologiques du protoplasma, sur ses caractères chimiques et ses propriétés physiologiques. Les faits positifs que nous possédons sur le protoplasma en constituent la notion objective. Mais le faisceau de nos connaissances exactes sur le protoplasma n'étant encore que de peu d'importance, la notion objective du protoplasma est encore fort incomplète.

En cet état de choses, les biologistes se sont partagés en *deux camps*. Les uns, pratiquant un positivisme biologique sévère, se contentent en effet des données positives que nous possédons sur le protoplasma, et ne veulent pas expliquer la substance vivante et la vie autrement que par des dispositions et des mécanismes comparables à ceux dont on connaît les lois et les effets dans les sciences physico-chimiques ; ils acceptent littéralement, dans toutes leurs conséquences, en physiciens et mécaniciens, la célèbre définition d'HUXLEY : le protoplasma est « la base physique de la vie », et celle de SPENCER : « la vie est l'adaptation continuelle des relations internes aux relations externes ». Les autres biologistes ne pouvant se contenter, au contraire, du peu que nous savons de positif sur le protoplasma et sur la vie, c'est-à-dire de ce que nous en connaissons au point de vue physico-chimique, sacrifient ces acquisitions positives, en condamnent la conséquence, qu'ils trouvent prématurée ou même inexacte, se refusent donc à admettre que la forme de la matière vivante et le mouvement de la vie puissent se ramener à l'état et au mouvement des corps bruts, dont ils ne seraient qu'une modalité, et considèrent comme irréductibles et de nature spéciale la substance vivante et la vie.

Ces derniers, à côté de l'énergie physique qui régit les corps inorganisés, invoquent donc pour les êtres vivants un principe spécial, dit vital ; ils sont dualistes et *vitalistes*. Les premiers, au contraire, ramènent à un seul ordre de causes les phénomènes du monde brut et ceux de la vie, expliquent

les uns et les autres par des mécanismes ; on peut donc les opposer aux premiers comme monistes et *mécanistes*.

Les vitalistes ont précédé, et de longtemps, les mécanistes dans l'interprétation des phénomènes de la vie, et l'hypothèse du principe vital, la doctrine du vitalisme est aussi vieille que le monde. L'explication mécaniste, au contraire, est d'apparition récente, car elle n'a pu prendre corps que par le développement, tout moderne, des sciences physico-chimiques elles-mêmes. La doctrine mécaniste fait des progrès incessants, parallèles à ceux de la physique et de la chimie, tandis que le vitalisme recule devant elle. Déjà, presque tout entier, il n'appartient plus qu'à l'histoire. Si donc nous exposons ici les points de vue importants sous lesquels il se présente et si nous faisons la critique de ses articles principaux, c'est d'une part pour satisfaire à des nécessités historiques et ne pas laisser dans l'oubli une hypothèse générale, qui a suscité des conceptions partielles extrêmement remarquables, c'est aussi pour faire mieux valoir, par la critique qu'on peut en faire, le mérite de l'interprétation mécaniste et la solidité de sa base scientifique.

En examinant sous ses différentes faces le problème de la vie, et cherchant la solution générale qu'il convient d'en donner, nous allons donc trouver dans les paragraphes qui vont suivre les deux théories vitaliste et mécaniste en continuelle opposition. Le point de vue propre, exposé dans chaque paragraphe, sera l'objet de deux descriptions successives, l'une conforme à la conception vitaliste, l'autre selon la doctrine mécaniste, celle-ci préférée à la première. Dans une première partie, consacrée à « la vie du protoplasma », nous trouverons en face l'une de l'autre la force vitale sous ses divers aspects et la dynamique physico-chimique ; dans la seconde, ayant pour objet la structure du protoplasma, nous aurons, d'un côté, les particules vivantes ; de l'autre, les molécules chimiques (1).

1° LA VIE DU PROTOPLASMA

A. **Le principe vital, les phénomènes vitaux et les lois physiques.** — Le protoplasma, comme on l'a vu plus haut, possède en commun avec la matière brute des propriétés physiques, telles que réfringence, cohésion, plasticité, élasticité ; il est soumis, comme cette dernière, à des lois physiques, parmi lesquelles celles de la capillarité ont une importance tout à fait prépondérante.

Mais il est tout un groupe de propriétés nouvelles, c'est-à-dire inconnues dans le monde inorganique, dont jouit le protoplasma. Considéré dans une cellule quelconque, nous le trouvons tour à tour en voie de nutrition, d'accroissement, de reproduction. Des cellules spéciales le montrent doué tantôt de contractilité dans des éléments musculaires, tantôt de neurilité dans des cellules nerveuses, tantôt de vibratilité dans des cellules vibratiles.

(1) Contrairement à l'ordre logique, qui voudrait que l'étude de la vie du protoplasma succédât seulement à celle de sa structure, nous placerons d'abord, pour des raisons didactiques, la question de la vie du protoplasma, qui est plus familière au lecteur non préparé.

Ces *propriétés*, dites *biologiques* ou *vitales*, qui semblent s'élever au-dessus des propriétés physiques, être d'une autre essence qu'elles, répondraient, selon l'opinion classique, à une structure du protoplasma différente de celle des corps non organisés, et distingueraient à coup sûr la matière vivante de la substance inorganisée. L'étude de ces propriétés biologiques, de ces fonctions vitales du protoplasma est l'objet d'une science autonome, la physiologie. Or, ces propriétés diverses, si différentes que paraissent leurs manifestations, ont paru à la plupart de ceux qui, philosophant sur la physiologie, ont été au fond des choses, comme des modalités d'une seule et même qualité biologique, d'un principe unique et spécial, auquel elles sont en dernière analyse réductibles. Ce principe est inscrit sous le nom de « principe vital » dans la doctrine, aujourd'hui justement délaissée, du vitalisme ancien. Mais, récemment, bien des auteurs ont abouti à admettre l'existence du vitalisme, dissimulant souvent assez mal les tendances plus ou moins vitalistes de leurs théories ; ce sont, comme on le leur a reproché avec raison, de véritables *néovitalistes* ; et, peut-on ajouter pour leur justification, des néovitalistes sans le savoir. « C'est que, comme l'explique Haacke, la conception vitalistique qui nous est inoculée dès l'enfance, cette conception d'après laquelle la vie serait quelque chose de particulier, est si vivante encore même dans la plupart de ses prétendus adversaires, que ceux-ci hésitent à franchir le pas qui seul mènerait au but, et à déclarer identiques la vie et le mouvement. »

Mais pour en être réduit à l'hypothèse vitaliste ou même à l'une des théories néovitalistes, et pour se contenter d'invoquer l'un des principes occultes du vitalisme avéré ou latent, il faudrait désespérer de pouvoir expliquer jamais d'une façon entièrement satisfaisante un quelconque des phénomènes vitaux dont le protoplasme est le siège, avec le seul secours des lois physiques. Cette explication, maintes fois tentée, n'a jamais été, il est vrai, donnée ni complète, ni parfaite. Delage ne l'a donnée que partielle, en nous montrant une masse protoplasmique sans cesse parcourue par des courants osmotiques, les uns entrant, les autres sortant, cette masse de protoplasme partagée à la suite de ces phénomènes d'osmose en zones concentriques, les unes plus riches en substances qui entrent, les autres plus chargées des substances qui sortent, masse hétérogène, par conséquent, et par là susceptible d'un mouvement aussi bien que d'une différenciation. Mais la tentative est incomplète, pour avoir négligé de faire intervenir les phénomènes électrocapillaires et bien d'autres dans l'explication du phénomène vital. Quincke, Bütschli, en mettant en présence un carbonate alcalin et de l'huile, par la formation de savon à la surface des gouttes d'huile ou dans l'intérieur de la masse émulsionnée, ont vu ces gouttes, ces masses huileuses se mouvoir, réalisant ainsi le schéma grossier des mouvements amiboïdes dont les Amibes et les amibocytes sont le siège. Mais l'essai est forcément imparfait, ce n'est qu'une esquisse, parce que la complexité structurale du protoplasma et même de l'albumine est extraordinairement plus grande que celle de la molécule d'huile ; si donc on doit supposer la cause identique, le mécanisme doit être différent dans le cas des mouvements du protoplasma et de ceux des amibes artificielles, la composition chimique étant absolument différente dans les deux objets.

De ce que les résultats obtenus sont encore, dans l'état actuel de la science, incomplets et imparfaits, il ne s'ensuit pas qu'il faille les compléter et les améliorer (et qu'il y ait à cela aucun avantage) en introduisant dans l'explication de la vie du protoplasma le principe vital hypothétique, quelque nom qu'on lui donne. Quand nous voulons, a dit HUXLEY, interpréter les phénomènes de la formation de l'eau et de sa congélation, « nous n'établissons pas l'hypothèse d'une certaine « aquosité » qui entrerait dans l'oxyde d'hydrogène au moment de sa formation, qui en prendrait possession et conduirait ensuite les particules aqueuses aux places qu'elles doivent occuper sur les facettes du cristal, ou parmi les dentelles du givre... Comment justifier alors l'hypothèse d'une entité qui existerait dans la matière vivante, sans que rien ne la représentât dans la matière inanimée qui lui a donné naissance, et sans que rien n'y correspondît ? En présence d'une saine philosophie, la vitalité peut-elle avoir plus de valeur que l'aquosité ? »

Au contraire, les essais théoriques d'explication qui ont été déjà tentés, les expériences qu'on a déjà faites, pour rendre compte des phénomènes vitaux, sont encourageants. Ils rendent dès à présent vraisemblable, qu'un protoplasme étant donné, avec la structure particulièrement complexe que nous lui supposons, et toutes les lois physiques lui étant méthodiquement appliquées, pour qu'il y satisfasse intégralement, la propriété vitale, l'énergie hypothétique, avec toutes les modalités que nous lui connaissons, en serait la résultante nécessaire.

B. **Le mouvement vital du protoplasma et les réactions chimiques.** — C'est maintenant à un point de vue plus particulièrement chimique que doit être envisagée la vie du protoplasma.

Les molécules de protéide, de lécithine, de chlorure de sodium sont des corps bruts, minéraux ou organiques dans lesquels les atomes des différents corps simples composants ont entre eux des rapports parfaitement définis et invariables. Que si ces rapports viennent à changer, si un mouvement intramoléculaire se produit, le corps n'existe plus, un autre s'est formé à sa place.

Le protoplasma est un mélange de molécules chimiques de protéide, de lécithine, de chlorure de sodium, où ces molécules sont agencées d'une façon déterminée, mais susceptible de variation. Si l'on avait réussi à fabriquer, en mélangeant une foule de corps, une substance de structure très complexe, qui serait le protoplasma, il faudrait encore considérer que la constitution du mélange doit à chaque instant changer, varier autour d'un certain point d'équilibre ; de ce que le protoplasma est une substance extraordinairement complexe, il suit que cette substance est extrêmement mobile et instable.

Le mouvement de la matière vivante a été compris chimiquement de deux façons différentes : soit comme propre à la vie, soit comme purement moléculaire.

Voici le sommaire de la première opinion :

A la différence de la molécule chimique, qui cesse d'exister quand ses atomes changent de nature ou de place, la particule protoplasmique, quand les rapports entre molécules chimiques viennent à y changer, ou quand la nature de ses molécules varie, existe plus que jamais ; car c'est alors et alors seulement qu'elle vit, qu'elle assimile, s'accroît, se reproduit. Dans le corps protoplasmique, plus les changements sont fréquents et profonds, plus en

un mot le métabolisme est actif, plus aussi la vie est intense et souvent affirmée, plus il y a de vie. Le protoplasma en activité ne se comporte pas comme un « composé d'ordre chimique »; il n'est pas une « albumine vivante », comme on l'a dit inexactement, en associant deux mots qui jurent l'un avec l'autre; il est la substance vivante des êtres. Ainsi s'exprimeraient les biologistes de la première catégorie. Comment la particule protoplasmique étant en dernière analyse réductible à des molécules chimiques, et son organisation ne pouvant être que le résultat de forces moléculaires, comment cette organisation est-elle d'autre essence que le mouvement chimique, comment les effets de cette organisation, nutrition, accroissement, multiplication, sont-ils essentiellement différents des manifestations du mouvement chimique, c'est ce que ces auteurs n'expliquent pas et ne cherchent pas d'ailleurs à expliquer.

Pour les biologistes du second groupe, les phénomènes du mouvement dans la matière vivante et ce mouvement vital en lui-même ne sont que la traduction dans le « langage habituel » (Le Dantec), par des expressions plus ou moins « mystiques » (Verworn), la traduction vitaliste en somme, de phénomènes physico-chimiques. Contrairement à l'opinion commune, il n'y a aucune différence essentielle, dit Verworn dans sa « Physiologie générale », entre les organismes et la matière inorganique. C'est, d'après le même auteur, la présence des albumines spéciales aux êtres vivants et ce sont les réactions de ces albumines les unes sur les autres et en présence du milieu ambiant, qui expliquent tous les phénomènes métaboliques de la nutrition; de telles albumines méritent le nom de « biogènes ». — Le Dantec, dans son étude de « La Matière vivante » et dans sa « Théorie nouvelle de la vie », se propose de rechercher si l'on peut rattacher les principales manifestations de l'activité des plastides (disons provisoirement du protoplasma) à des réactions de substances chimiques déterminées, se faisant dans des conditions définies. La notion fausse de l'unité de la vie, considérée comme force surajoutée aux actions physiques et chimiques, tient uniquement à ce que, dans l'analyse des phénomènes vitaux, on s'est trop souvent adressé aux êtres supérieurs, trop compliqués pour pouvoir être analysés dans l'état actuel de la science; c'est l'erreur anthropomorphique. On peut définir substances vivantes celles qui, sous certaines conditions et en présence de certains réactifs, sont le siège de phénomènes physiques et chimiques, dont certains ont des caractères spéciaux et revêtent l'apparence de phénomènes vitaux. Mais, comme le montre Giglio-Tos, ces phénomènes n'ont de vital que l'apparence et si, comme il l'a fait, on serre la matière de près, on peut mettre en une formule chimique et discuter chimiquement les réactions d'assimilation et de reproduction d'une molécule vivante, d'une biomolécule, par suite de la particule vivante et de la cellule tout entière. De même, le mouvement du protoplasma, auquel, dans le langage courant, on suppose une « intention » pour origine, quand on dit par exemple que les plastides (disons le protoplasma) recherchent la lumière, ce mouvement résulte uniquement des réactions qui se produisent entre le protoplasma et le milieu, comme celui d'un morceau de sodium placé sur l'eau. Les fonctions du système nerveux elles-mêmes, qui ne sont que la forme la plus hautement spécialisée des fonctions psychiques du protoplasma, ont un équiva-

lent mécanique, thermique, chimique; comme conclut SOURY dans son livre « Les Fonctions du cerveau », toutes les forces cosmiques, y compris les vitales, et par conséquent les psychiques, sont convertibles les unes dans les autres sans perte ni création, et la loi de la conservation de l'énergie est applicable même à la mécanique cérébrale.

La question du mécanisme intime du mouvement vital dans le protoplasma, de même que celle (qui a été examinée tout à l'heure) de la structure du protoplasme au repos, se pose donc de la façon suivante : La comparaison, l'identification même, avec le mouvement moléculaire est-elle possible ou non ? Pour le rechercher, il faut se demander à quelles conditions doit satisfaire ce mouvement du protoplasma.

La particule protoplasmique doit éprouver d'incessantes variations. Mais, bien qu'elle varie à chaque instant dans les détails, il est nécessaire qu'elle demeure fondamentalement elle-même ; elle souffre des changements, mais sous ces changements persiste avec ses caractères essentiels; au delà de ces changements momentanés, elle se retrouve avec ses tendances premières. Tout en restant identique à lui-même, le protoplasma se modifie insensiblement. Telle est l'idée que nous devons nous faire de l'organisation et de la vie du protoplasma. Cette organisation est faite d'identité et de mutabilité.

En tant que corps organisé, le protoplasma a, si l'on veut, une structure fixe, support de son identité, et une composition variable, signe de sa mutabilité. De même que dans un Etat organisé, la structure administrative demeure la même, alors que cependant plusieurs personnes se succèdent dans les fonctions de l'Etat, de même, dans le protoplasma doué d'organisation, le cadre structural ne changeant pas, les substances chimiques les plus variées viennent tour à tour le remplir.

Or, en est-il autrement des conditions du mouvement dans une molécule chimique, d'albumine par exemple? Qu'on se représente une molécule d'albumine. La fixation de quelques molécules d'eau par la grosse molécule albumineuse ne déplacera que peu son centre de gravité et ne modifiera que légèrement les paramètres sans détruire les éléments principaux de symétrie. On obtiendra ainsi, dans un cristalloïde (cristal) albumineux, des variations d'angles et une imbibition. L'imbibition des cristalloïdes, comme la vie des protoplasmes, comme l'absorption cellulaire des principes nutritifs, n'est peut-être qu'une conséquence de la complexité de la molécule albuminoïde, du grand nombre des fonctions chimiques qu'elle renferme, et de son instabilité. Ce qu'on dira de la réaction de la molécule d'albumine en présence de l'eau, on pourrait le répéter pour d'autres réactifs auxquels on soumettrait cette albumine. Les albumines possèdent un si grand nombre de groupes fonctionnels, qu'un léger changement, portant sur l'une des fonctions et laissant les autres inaltérées, peut produire des familles entières de corps différents, quoique très voisins, gardant tous la même structure générale et oscillant dans des limites étroites entre plusieurs phases auxquelles ils peuvent revenir successivement. On peut imaginer un schéma dans lequel la grosse molécule albumineuse serait représentée à deux états différents ; les changements qu'elle éprouvera en ces deux états successifs n'altéreront que très peu la physionomie totale de la molécule et ne déplaceront que très peu son centre de gravité. Et cependant ce schéma ne figurera rien moins que la

mutation, suivant les idées de Löwe, de l'albumine vivante en albumine morte par isomérisation, que le changement de la fonction aldéhyde-amide en fonction alcool-imide.

La mutabilité permanente du protoplasma, jointe à la fixité du type, c'est-à-dire les deux caractères primordiaux dans l'opposition et la lutte desquels réside l'essence même de la vie, seront la conséquence immédiate de la complexité structurale du protoplasma, du nombre immense de fonctions chimiques qui doivent y être représentées, de la facilité avec laquelle certaines de ces fonctions peuvent être supprimées ou modifiées, de l'impossibilité qu'il y a de les détruire ou de les changer toutes à la fois.

Mettant en présence d'une part une particule d'une texture aussi complexe, d'une composition aussi diversifiée qu'est la particule protoplasmique, et d'autre part un milieu aussi sujet à varier que le milieu extérieur, le mouvement commencera, si intense, si varié, qu'on sera tenté de lui donner un nom spécial et de l'appeler vital. Aussi comprend-on et excuse-t-on que, d'une façon plus ou moins mystique, on ait invoqué, pour expliquer ce mouvement, une ou quantité de forces spéciales, véritablement vitales (statogénèse, amphitogénèse, ergogénèse, bathmogénèse, etc. de Cope, par exemple).

C'est en lui-même que les *évolutionnistes* purs placeront la force évolutive du protoplasma. Les *épigénistes* y ajouteront, avec raison, les forces nées hors du protoplasma, dans le milieu ambiant, et s'exerçant sur lui. Après l'expérience de début, après création du protoplasma, on verrait la continuation de l'expérience, la vie et l'évolution du protoplasma, la Biomécanique (*Entwickelungsmechanik*, *sensu largo*) se faire sans l'intervention d'aucune fonction providentielle, par le jeu réciproque des deux systèmes de forces, intérieures et extérieures, innées et contingentes, les forces moléculaires du protoplasme d'une part, l'action du milieu d'autre part.

2° LA COMPOSITION CHIMIQUE ET LA STRUCTURE DU PROTOPLASMA

A. **La substance vivante et la synthèse du protoplasma.** — On a analysé chimiquement du protoplasma, pris dans des éléments analogues à ceux qui nous ont servi déjà d'exemples. On a fait l'analyse du protoplasma d'un champignon inférieur, la fleur du tan, celle de la laitance du saumon, celle des globules de pus.

L'analyse a révélé l'existence de substances protéiques, entre autres de protéides et d'albumines diverses, de matières grasses, de substances phosphorées, et dans les cendres la présence du chlore, du soufre, du phosphore, du sodium et du potassium, du fer, du calcium et du magnésium. Les produits obtenus se sont donc trouvés être très nombreux et très variés. Ils sont d'importance très inégale; l'albumine (1), qui forme plus des neuf dixièmes

(1) Pour la commodité du langage, on emploiera souvent, dans un sens générique très large, l'expression *albumine;* mais le lecteur n'oubliera jamais que ce vocable simplifié représente tout un ensemble de matières protéiques généralement plus compliquées que les albumines vraies, et dont les phosphoprotéides devront occuper la première place.

de la masse du protoplasma privé d'eau, est l'élément dominateur dans la vie du protoplasme. Suivant la comparaison de Danilewsky, de même que dans un concert les instruments qui donnent les principales modulations sont aussi les instruments principaux de l'orchestre, quoique incapables de donner toute l'harmonie sans le concours des autres, de même, dans le protoplasma, l'albumine est le principal instrument de l'harmonie protoplasmatique, mais ne peut la donner pleine et entière sans le concours des autres éléments.

Si la structure moléculaire de quelques-uns de ces corps est consacrée par une formule parfaite, il n'en est pas de même de la plupart des autres, et notamment des albumines. Malgré les efforts de plusieurs chimistes, leur formule n'est pas encore une formule développée de constitution, dans laquelle les atomes des différents corps simples composants ont entre eux des rapports parfaitement définis ; la synthèse de l'albumine n'est pas faite. On pense seulement qu'elle doit se composer de séries construites suivant un même type et renfermant à leur tour des groupes d'atomes partiellement identiques ou très voisins les uns des autres ; certaines séries pouvant n'exister qu'en quantité minime ou même manquer tout à fait, il en résulte des espèces différentes d'albumines.

Quelles que soient les difficultés que présente la *synthèse des matières albuminoïdes* les plus complexes rencontrées dans la matière vivante, la solution de ce problème chimique ne doit pas être considérée comme chimérique et n'est sans doute qu'une question de temps. Les recherches récentes, celles de Kossel notamment, permettent de bien augurer de l'avenir. Kossel a en effet réalisé, à l'état de produits parfaitement purs, des substances chimiques que l'on peut considérer comme les plus simples des matières albuminoïdes, et qu'on peut avec lui qualifier d'« albumines embryonnaires », parce qu'elles sont pour ainsi dire les embryons d'individus chimiques plus compliqués. La synthèse de matières protéiques déjà plus élevées, des protamines par exemple, sera certainement une acquisition de demain ; celle des substances albuminoïdes les plus complexes ne peut donc être une impossibilité de l'avenir.

Admettant maintenant que l'on soit en possession de la formule des substances albuminoïdes les plus caractéristiques et les plus importantes de celles qui constituent le protoplasma, sera-t-on en mesure alors de faire la *synthèse de ce protoplasma ?* Étant donnée la composition chimique du protoplasma montrée par l'analyse, il faudrait, pour en faire la synthèse, mélanger une foule d'albumines et de matières organiques, puis ajouter au mélange des solutions salines variées, réalisant ainsi une matière extrêmement complexe, qui serait le protoplasma. On sait aussi qu'il ne suffirait pas de faire de toutes ces choses un mélange fortuit et quelconque, mais que la production du protoplasma et l'arrangement de ses molécules constituantes devraient être déterminés par les lois mêmes qui régissent les mélanges chimiques ; car le protoplasma, dans ses réactions vis-à-vis des influences extérieures, se comporte comme un complexus chimique entier, comme une matière homogène et une.

En présence de l'extrême difficulté de la mise en train de l'expérience, de la création du protoplasma, avec sa composition chimique extrêmement

diversifiée, avec sa structure extrêmement complexe mais déterminée, deux réponses opposées ont été fournies sur ce problème capital.

Les uns ont fait apparaître une force spéciale, vitale, qu'il ne serait pas d'ailleurs au pouvoir de l'homme de produire, et sans plus ample discussion ont refusé à la science la conquête de la substance vivante, du protoplasma.

Les autres ont discuté les conditions de l'expérience et supputé les chances de sa réussite.

Il a paru d'abord évident à quelques-uns que la connaissance synthétique des matières albuminoïdes, qui est dans les acquisitions scientifiques possibles, nous rapprocherait beaucoup de la solution définitive et complète de la question. Une fois parvenus là, l'étape scientifique à franchir pour parvenir jusqu'au protoplasma serait peut-être moins longue que celle qui séparait auparavant les couleurs d'aniline des corps albuminoïdes. Le jour où l'on saura faire la synthèse de l'albumine, a même dit Nægeli, on pourra voir du protoplasma se former *in vitro*.

D'autres auteurs, au contraire, ont été moins encourageants : « La chimie, a dit par exemple O. Hertwig, parviendra peut-être un jour à produire artificiellement des corps albuminoïdes. Mais vouloir produire un corps protoplasmique serait une entreprise semblable à la tentative de faire cristalliser un homunculus dans une fiole. » Voici à quelle importante et judicieuse remarque ce scepticisme est dû.

Il ne s'agit pas seulement de réaliser du protoplasma, c'est-à-dire un protoplasma banal, bon pour tous les êtres vivants, pour un homme, pour un lapin, pour une moisissure. Un tel protoplasma banal n'existe pas. *Il n'y a pas du protoplasma, mais un protoplasma propre à chaque être,* et, par suite, des milliers et des millions de protoplasmas différents. On ne peut pas concevoir le protoplasma et, par conséquent, on ne peut songer à le réaliser en dehors de la qualité spéciale qu'il présente dans chaque être vivant. Cette qualité spéciale, à laquelle un protoplasma donné doit le cachet de son organisation actuelle, a été acquise au cours de l'évolution de ce protoplasma. « L'organisation actuelle du protoplasma, a dit Hertwig, est le produit d'un développement historique extrêmement long. — « Le protoplasma actuel a une structure historique » (Berthold). Pour connaître ce protoplasma et prétendre le réaliser, il semble qu'il faudrait remonter dans son passé jusqu'à son premier rudiment, ce qui paraît bien chimérique.

D'ailleurs, nos observations journalières ne sont guère encourageantes. Nous ne voyons pas le protoplasma se produire sous nos yeux, surtout avec les caractères spéciaux qu'il a dans chaque être vivant. La « génération spontanée » du protoplasma a été reléguée au rang des fables depuis les travaux de Pasteur et de Tyndall ; elle n'existe probablement pas. Aussi Wiesner n'a-t-il pas eu de difficulté à élever à la hauteur d'un axiome cette proposition : « A l'intérieur de l'organisme, tout ce qui est vivant dérive immédiatement de ce qui vit ; tout ce qui est organisé, de ce qui est pourvu d'organisation. »

C'est là une conclusion prudente et véritablement dictée par les faits drésents d'observation. Mais ne savons-nous pas aujourd'hui qu'il eût été, il y a trente ans, trop prudent d'émettre cette proposition : l'alizarine, dans l'état actuel de nos connaissances, n'est jamais que le produit de l'organisme

végétal de la garance ? Le protoplasma ne se produit sans doute pas de toutes pièces et spontanément dans la nature ; mais il en est de même de bien d'autres substances : telles les couleurs d'aniline. On avait autrefois songé (Erdmann) à l'identité de certains pigments bactériens avec des matières colorantes d'aniline, de la prodigiosine avec la fuchsine, de la syncyanine du lait bleu avec la triphénylrosaniline : identité que montreraient à la fois l'analyse spectrale et les réactions chimiques. Mais depuis il résulte de plusieurs travaux qu'on peut parler tout au plus de parenté, de ressemblance, mais point d'identité entre les unes et les autres, jusqu'à ce qu'on ait obtenu les pigments bactériens purs, cristallisés, et qu'on ait pu faire sur eux des réactions chimiques précises. On peut donc dire, dans le cas des couleurs d'aniline, que la plupart de ces couleurs n'ont pas une origine naturelle, parce que le hasard des circonstances extérieures n'a sans doute pas été jusqu'ici favorable à leur genèse. Le chimiste, au contraire, les produit aisément. Si le protoplasma et les êtres vivants qui en sont formés ne naissent pas spontanément, cela n'est-il pas dû à ce qu'il faudrait pour cela un concours de circonstances multiples extraordinairement heureux ? De même pour la genèse expérimentale du protoplasma. Si elle n'est pas possible actuellement, cela ne tient-il pas à ce que nous n'avons ni les matériaux convenables, ni les conditions ambiantes favorables ? Quelqu'un n'a-t-il pas demandé, pour fabriquer du protoplasma, autre chose que les produits mêmes de ce protoplasma, qui sont les seuls éléments de synthèse dont nous puissions disposer, et ne se vantait-il pas d'obtenir du protoplasma avec des albumines artificielles, des albumines de synthèse ?

Le protoplasma, la substance vivante, ne se crée pas sous nos yeux et ne provient que de lui-même. Cela tient à ce que les matériaux nécessaires, les conditions favorables pour sa production n'existent que dans l'organisme. Mais la biogénèse expérimentale, la production de substance vivante en dehors de l'organisme ne doit pas pour cela être traitée de pure utopie, à jamais irréalisable. De même que l'organisation actuelle du protoplasme a une histoire extrêmement longue, de même la réalisation d'un protoplasma est encore, à cause de sa difficulté, très éloignée de nous. Issu des matières albuminoïdes, le protoplasma a mis extrêmement longtemps à se perfectionner insensiblement et à devenir tel que nous le voyons actuellement. Pourquoi, quand il est prouvé que la phylogénie du protoplasme a été si longue, exige-t-on de l'ontogénie qu'elle soit immédiate, et pourquoi les difficultés de l'ontogénèse ne donneraient-elles pas en quelque sorte la mesure des lenteurs de la phylogénèse ?

B. **Les particules vivantes et les molécules chimiques.** — C'est parce que la molécule de protoplasma, pour résumer en elle toutes les propriétés de la matière vivante, devrait offrir une structure extraordinairement complexe et, par suite, atteindrait un poids énorme et une taille gigantesque, que le problème du degré le plus élémentaire d'individualité dans l'être vivant, de la particule indivisible de protoplasma, a reçu deux solutions différentes. On peut, en effet, partager en deux groupes, reliés par un intermédiaire, les auteurs qui « ont cherché à deviner la structure de ce que nous ne voyons pas dans le protoplasma », qui ont dans ce but voulu « imaginer une constitution de la matière vivante qui se concilie avec ce que l'on

sait de sa structure et permette de comprendre ses propriétés », qui ont fait des *théories de la constitution intime du protoplasma*, nommées heureusement par DELAGE théories « microméristes ». Certains d'entre eux n'ont pas hésité à admettre l'existence de *molécules protoplasmiques indivisibles, comparables aux molécules chimiques*, et n'en différant que par la complexité et la taille beaucoup plus grandes ; ils ont ainsi donné une solution purement chimique du problème. La plupart des microméristes, au contraire (et ce sont les vrais microméristes qui forment cette deuxième catégorie), ne pouvant se résoudre à l'idée de molécules chimiques et protoplasmiques identiques, incapables de franchir le pas immense qui sépare les parcelles vues au microscope des molécules chimiques qui sont invisibles, ont décomposé la matière vivante, le protoplasma, en *particules vivantes protoplasmiques, qui sont irréductibles, sauf en molécules chimiques d'albumine* ; avec eux le problème demeure ainsi morphologique.

Pour les véritables microméristes, le protoplasma n'est pas une simple substance chimique et doit avoir une constitution propre, celle de la matière vivante, parce qu'il a des fonctions spéciales d'accroissement, de multiplication, qui manquent aux corps inorganisés. Une lacune considérable sépare, selon eux, les particules initiales du protoplasma et les molécules chimiques. Il n'y a pas dans l'être vivant une molécule de protoplasma, comme unité, supérieure à la molécule d'albumine, de lécithine, de chlorure de sodium, etc.; il y a une particule de protoplasma, comme unité distincte de la molécule chimique. Ces particules protoplasmiques, ce sont les « gemmules » de DARWIN, « les biophores » de WEISMANN, les « micelles » ou plutôt les « groupes micelliens » de NÆGELI, les « pangènes » de DE VRIES, les « idioblastes » d'O. HERTWIG, les « plasomes » de WIESNER, etc. Quelque nom qu'on leur ait donné, quelques caractères qu'on leur ait attribués, leur existence s'est imposée à ces biologistes pour des raisons tantôt morphologiques, tantôt physiologiques, tout aussi nécessairement qu'aux chimistes celle des molécules. « L'existence du plasome, dit WIESNER, n'est pas encore démontrée en fait et ne paraît d'ailleurs pas démontrable, mais son existence est nécessaire, comme celle de l'atome et de la molécule. De même que la molécule représente la plus petite parcelle de substance pouvant exister à l'état libre, l'atome la plus petite particule matérielle pouvant entrer en combinaison chimique, de même le plasome désigne la plus petite partie, la dernière donc de l'organisme. »

De ces essais de micromérisme, les uns revêtent un caractère plutôt physiologique, tandis que les autres sont de nature morphologique et descriptive.

Le prototype des premiers peut être la théorie des gemmules de DARWIN, où sont imaginées des particules spéciales, douées de propriétés vitales, entre autres de reproduction, qui s'en vont dans tout l'organisme, fécondant les cellules, leur communiquant leurs propriétés.

Dans l'ordre morphologique, la fameuse théorie de NÆGELI peut être donnée comme exemple, parce que l'hypothèse descriptive est ici poussée jusque dans ses dernières limites, jusqu'à la fantaisie, par la précision que l'auteur donne aux moindres détails de la description. Pour NÆGELI, le protoplasme est une sorte de précipité formé de cristaux organiques, les

« micelles ». Chaque micelle en se précipitant fixe autour d'elle une couche d'eau, à laquelle elle ne se mélange pas, et qui lui forme une enveloppe complète ; c'est une eau de cristallisation. Ces micelles s'ordonnent pour la plupart en files parallèles, qui se groupent en un réseau micellien. Toute micelle est semblable de forme à la micelle voisine et possède les mêmes propriétés qu'elle. Cette forme et ces propriétés, qui, dans la pensée de Nægeli, ne s'élèvent pas beaucoup au-dessus de celles d'une simple molécule, sont cependant, selon lui, celles non pas d'une simple substance chimique, mais d'une substance vivante. Dès que prend naissance une micelle, ou qu'un grand nombre de micelles se forment à côté les unes des autres, du protoplasma est constitué avec, asstructure fondamentale et ses propriétés générales. Tout cela n'est qu'hypothétique ; mais on entre dans le domaine du fantastique, quand Nægeli donne la forme des faisceaux du réseau, le poids absolu de la micelle, le nombre des micelles nécessaire et suffisant, etc.

Les microméristes de l'autre groupe mériteraient à peine cette qualification ; car ils se sont bornés à voir dans les particules primordiales du protoplasma de simples molécules chimiques, quoique très grosses et très complexes (plastidules, molécules protoplasmiques, molécules-tourbillons), et non des agrégats supérieurs aux molécules chimiques (1). A l'inverse des auteurs de la catégorie précédente, ils ne se sont pas laissé effrayer par la dimension exagérée des molécules de protoplasma. Ils se sont efforcés de ne faire aucune concession aux idées vitalistes et d'appliquer à la substance vivante les lois de la physique moléculaire. Ils ont trouvé plus raisonnable d'imaginer directement des molécules qu'on se représente nécessairement construites de telle façon, que de supposer des particules qu'on devrait voir, mais qu'on ne peut distinguer et auxquelles on est obligé de donner une structure hypothétique. L'intermédiaire parcellaire, observe Delage, n'est pas nécessaire ; ces unités matérielles, supérieures aux molécules, pourraient perdre leur individualité et se fondre dans la masse, qu'on retrouverait dans les molécules constitutives du protoplasma les mêmes particularités de constitution chimique et d'arrangement des parties ; la structure du protoplasma deviendrait celle de ses parties constituantes.

C. **La différenciation et l'hérédité. Les idioplasmas et l'explication mécaniste.** — Il n'existe pas seulement *du* protoplasma. *Il doit y avoir* (et il y a certainement) *des protoplasmas différents les uns des autres*, puisqu'il y a des chiens et des lapins, des chiens bassets et des chiens bouledogues, puisqu'il y a des éléments du foie et des éléments du rein, et que les éléments du foie diffèrent chez un homme sobre et chez un alcoolique, puisqu'enfin chez un même individu, s'ils se ressemblent comme deux gouttes d'eau, ils diffèrent aussi entre eux de la même façon.

Il y a donc un élément de variation apporté soit dans la composition chimique, soit dans la structure du protoplasma, ou dans l'une et l'autre à la fois, par la nécessité de donner un substratum différent aux propriétés différentes des organismes et de leurs éléments constituants. Mais cette variation a ceci de particulier, qu'elle est définitivement acquise à l'organisme, à

(1) Tels Erlsberg, Hæckel, Montgomery, Dolbear, Hanstein, Berthold, Tchermak, Verworn, Schlater, etc.

l'élément ; c'est une *différenciation*. C'est cette variation fixée, cet état nouveau, dans la composition chimique ou dans la structure du protoplasma, c'est cette différenciation, en un mot, qu'on reconnaît être héréditaire; c'est dans sa transmission intégrale aux descendants de l'individu ou de la cellule que réside l'*hérédité*.

Dans les conceptions microméristes, celle de Nægeli par exemple, les différences prennent naissance de la façon suivante. Dès qu'un certain nombre de micelles se groupent d'une certaine façon, et que s'établissent des files, des cordons, des réseaux, un protoplasma est constitué avec une structure propre et des fonctions spéciales. Si le principe de la vie réside dans les micelles, les formes variées de la vie sont dues aux groupes variés de micelles. Si la micelle est l'unité vitale de tout animal, de tout organe, de tout élément, le groupe micellien est caractéristique de tel animal, organe ou élément, puisque c'est de sa nature que dépend celle du protoplasma et par conséquent de la vie dans cet animal, cet organe, cet élément. Nous passons ainsi du général au particulier, de l'indéfini au défini ; *du* protoplasma est devenu *le* protoplasma de l'élément du foie et non pas celui du rein. Nous obtenons un protoplasma propre à tel animal, à tel organe, à tel élément, un *idioplasma*, suivant l'expression, devenue classique, de Nægeli et de Weismann. Dans les organismes Weismann a distingué un « plasma somatique » et un « plasma germinatif » (*Keimplasma*); celui-ci est le support de la structure différenciée, propre à l'organisme considéré ; il est l'idioplasma de l'individu. Puisque les organismes descendants et les cellules-filles ressemblent à leurs parents, par le fait de l'hérédité spécifique, individuelle et cellulaire, il faut donc que le plasma germinatif, l'idioplasma soit transmis à ces descendants. A la différence du plasma somatique, qui meurt avec l'individu, le plasma germinatif survit aux individus vivants, il est éternel. C'est donc à l'idioplasma que s'appliquerait la proposition : tout protoplasma dérivé d'un protoplasma préexistant, qui devient : tout idioplasma provient d'un même idioplasma.

Telle est l'idée qu'on peut se faire de la variation fixée, de la différenciation et de l'hérédité du caractère différencié. Cette idée vient d'être exprimée en langage micromériste, en supposant dans la substance vivante deux parts, dont l'une, l'idioplasma, est mise en réserve, intangible, et forme une part héréditaire. C'est encore là une forme particulière de la conception vitaliste, qui se réfugie dans l'idioplasma comme dans un inviolable sanctuaire et veut trouver dans l'hérédité une dernière ressource. Or, la différenciation et l'hérédité peuvent être comprises sans le secours de cette substance tout imprégnée de vitalisme qui est l'idioplasma. L'idée de la différenciation et de l'hérédité peut être traduite dans le langage physico-chimique.

« Tous les alcools primaires, dit Le Dantec, ont en commun dans leur constitution anatomique le groupement monovalent $C \begin{smallmatrix} = H^2 \\ - OH \end{smallmatrix}$; c'est à ce groupement que se rapportent les réactions caractéristiques de la fonction *alcool primaire*. C'est le groupement *alcool primaire*. L'alcool benzylique et l'alcool éthylique diffèrent par tout ce qui, dans la constitution atomique de ces deux corps, est en dehors du groupement alcool primaire. »

« Par analogie, et *dans le seul but de simplifier le langage*, nous pouvons dire que les protoplasmas ont en commun dans leur constitution atomique un certain groupement P qu'on peut imaginer aussi complexe qu'on voudra... ; nous dirons que les propriétés communes à tous les protoplasmas sont les propriétés inhérentes au groupement P. La vie élémentaire d'une masse de protoplasma se composera alors de deux groupes de phénomènes, l'un commun à tous les protoplasmas (groupement P), l'autre spécial à son espèce (ce qui, dans la constitution atomique de ce protoplasma, est en dehors du groupement P). » De combien de variations le groupement CH^2OH ne sera-t-il pas susceptible, selon que l'alcool fera partie de la série grasse, allylique, aromatique, etc ? Combien de termes possibles dans chacune de ces séries ? Et pour chacun de ces termes, quelle ne serait pas la multiplicité des isomères, puisque, par exemple, pour le terme $C^{12}H^{26}O$, la théorie prévoit 3.057 combinaisons isomériques? Un corps chimique donc ayant les fonctions génériques d'un alcool, ou même celles plus restreintes d'alcool primaire, est encore susceptible de se présenter sous les formes les plus variées d'espèces nettement distinctes.

Pourquoi n'en serait-il pas de même du protoplasma ? Pourquoi les protoplasmas différents, les idioplasmas d'un chien et d'un lapin, d'une cellule rénale et d'une cellule hépatique, ne seraient-ils pas des « isomères », comme a dit Henneguy? Si l'un des termes d'une série alcoolique peut offrir déjà 3.057 isomères, quelle ne sera pas la multiplicité des isomères possibles de la matière protéique, et bien plus encore du protoplasma. Le nombre des isoméries protoplasmiques prévues par le calcul, si ce calcul pouvait être fait, ne couvrirait-il pas celui des idioplasmies constatées dans la nature et par l'observation de chaque jour?

Quant à la genèse de ces isomères protoplasmiques, de ces idioplasmas, son explication n'a pas besoin d'être spéciale à la matière vivante.

Si les molécules protoplasmisques peuvent conserver intacts, dans leurs grandes lignes au moins, leur volume et leurs éléments de symétrie, on doit s'attendre à les voir se grouper toujours suivant le même type, et se remplacer l'une l'autre, lors de la réalisation d'une particule d'idioplasma, comme se remplacent les molécules de mélanges isomorphes en voie de cristallisation. Il suffira de remplacer une molécule M par une molécule différente, mais ressemblante M', sans toucher à la construction générale de l'ensemble, pour obtenir deux particules idioplasmiques. Pour que la variation soit fixée, il suffira que l'influence qui l'a produite se prolonge, que la même action modificatrice se répète un certain nombre de fois. Si, à côté de l'action qui a modifié la molécule M et l'a transformée en M', il s'en exerce d'autres qui déterminent le changement des molécules N, P, Q, etc., en N', P', Q', la particule de protoplasma aura acquis dans son ensemble un état moléculaire nouveau, très complexe, très semblable au précédent état, quoique différent de lui par une foule de molécules et de fonctions. Cet état moléculaire nouveau du protoplasma sera « comme le reflet de son histoire » (Orr), de son ontogénie (Delage). Une, puis successivement un grand nombre de modifications moléculaires très faibles, mais rigoureusement déterminées par la nature de l'agent, par les conditions de son action, par la nature du corps réagissant, se sont produites dans ce corps et y per-

sistent après que l'agent a cessé d'agir. Par réaction habituelle, dirait-on dans le langage chimique, par fonctionnement habituel, traduirait-on dans le langage biologique et à propos de protoplasma, une variation durable s'est produite. Une particule de protoplasma autre que la première a été créée ; ou ce qui n'est qu'une autre façon de parler, la particule protoplasmique, étant différente de ce qu'elle était primitivement, est différenciée; ou encore un idioplasma s'est formé.

Voilà une différenciation ontogénique, c'est-à-dire qui se produit dans le cours du développement d'un être vivant. Danilewsky est arrivé à concevoir qu'il y a aussi eu un développement phylogénétique graduel du protoplasma, et, dans ce protoplasma, de la molécule albumineuse, son élément constituant essentiel. Car il y a dans les organismes inférieurs des substances albumineuses incomplètes, où manquent certains groupements, les groupes aromatiques par exemple, de la molécule albumineuse ; il est vrai que ces albumines incomplètes n'y forment que des parties accessoires, tandis que le protoplasme essentiellement vivant est formé d'albumines complètes. Mais il y a aussi des organismes inférieurs dont le protoplasme vivant consiste en substances albuminoïdes, c'est-à-dire en albumines incomplètes et imparfaites, qui ne peuvent être dérivées de matières albumineuses, puisque celles-ci faisaient défaut dans ces organismes. Plus tard, l'albumine incomplète ou l'albuminoïde a incorporé peu à peu dans sa molécule de nouveaux groupes atomiques, non pas qu'elle les ait pris activement au milieu ambiant, mais parce qu'elle les a reçus passivement et les a retenus comme avantageux. Ces groupes nouveaux prendront dès lors une position durable dans la molécule, et leur maintien deviendra à ce point nécessaire que s'ils ne sont pas, s'étant usés, recouvrés par voie d'alimentation, le protoplasma, privé d'une partie à présent essentielle, en mourra. La faculté d'adaptation aux conditions extérieures de milieu, que l'on connaît à l'organisme, doit être reportée en dernière analyse au protoplasma ou même à sa molécule albumineuse. Cette molécule est, chez tout être vivant, dans un perpétuel devenir ; chez l'Homme, par exemple, les conditions sociales nouvelles de l'existence, les progrès de la civilisation y introduisent des groupes atomiques sans cesse nouveaux (Danilewsky).

CHAPITRE II

La Cellule.

Article premier. — EXEMPLES DE CELLULES.

1° **Exemples physiologiques.** — L'unité constitutive des êtres vivants, en qui le protoplasma vit d'une vie propre, est la *cellule.* Telle est la définition physiologique. Voici trois cellules :

L'une est libre et isolée dans la nature ; c'est un animal entier, unicellulaire, appartenant au groupe des Protozoaires : c'est une Amibe *Mastigamœba* ou *Podostomum* (fig. 4). Son individualité se manifeste à tous les instants et de toutes les façons. L'Amibe se meut à sa manière, qui n'est pas celle d'un animal unicellulaire voisin, d'autre espèce, et, tandis que dans le champ du microscope une autre Amibe de même espèce se dirige vers la

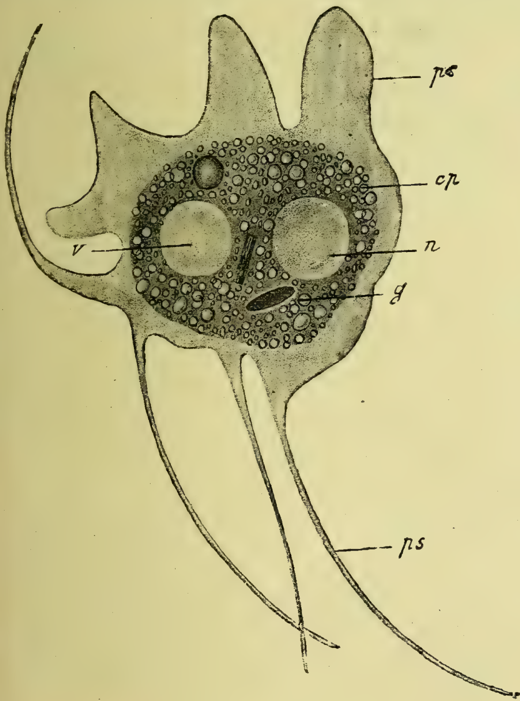


Fig. 4. — *Amibe avec prolongements, les uns larges et pseudopodiques, les autres filiformes et flagelliformes* (Mastigamœba *ou* Podostomum).

cp, corps protoplasmique. — *v*, vésicule contractile. — *ps*, pseudopodes. — *n*, noyau. — *g*, particules alimentaires. × 250.

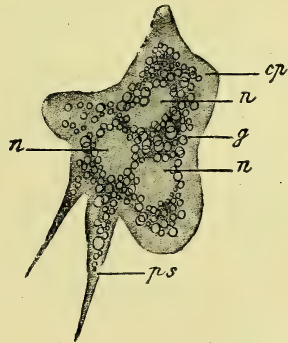


Fig. 5.— *Amibocyte de la lymphe de Grenouille, variété grossièrement granuleuse (à l'état vivant).*

cp, corps protoplasmique. — *ps*, pseudopodes. — *n*, noyau de forme irrégulière. — *g*, grains contenus dans le corps protoplasmique. × 750.

droite, elle s'achemine vers la gauche, par un mouvement qui lui est propre. Elle se nourrit à sa manière ; voici en effet qu'elle englobe une proie qui lui convient, tandis qu'elle en rejette une autre ; au même instant, une Amibe voisine se nourrit d'une autre façon ; elle a donc un mode de nutrition qui lui est propre. A présent, elle s'étrangle et se divise en deux Amibes nouvelles, tandis que l'Amibe qui se meut à côté d'elle demeure entière ; elle se multiplie donc, se reproduit à volonté. L'Amibe est un individu-cellule : simple cellule, mais individu complet ; c'est l'individu le plus simplement constitué, mais c'est la cellule la plus complètement individualisée.

Voici maintenant une seconde cellule ; c'est l'un des éléments constituants du corps d'un animal supérieur, pluricellulaire, d'un Métazoaire ; c'est un globule blanc ou amibocyte de la lymphe de Grenouille (fig. 5). Son individualité, relativement à celle de l'Amibe, est déjà amoindrie. La raison en est dans les liens de commune origine, de solidarité anatomique, de collaboration physiologique, qui l'unissent à d'autres cellules semblables dans le corps du Métazoaire.

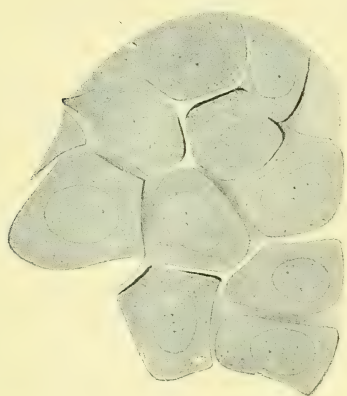


Fig. 6. — *Cellules épithéliales de la vessie de Triton alpestris.* Vues à plat et à l'état frais. × 330.

Soit enfin une cellule épithéliale de la vessie du Triton (fig. 6). C'est aussi une cellule constitutive du corps d'un animal supérieur ; mais tandis que la précédente, malgré les liens qui la rattachaient à d'autres, menait à travers l'organisme une vie libre et errante, elle est sédentaire. Fixée définitivement parmi d'autres cellules pareilles, elle forme avec elles un tissu de l'organisme, un agrégat cellulaire où tous les éléments sont de même origine, ont le même mode de nutrition, obéissent aux mêmes tendances, jouent le même rôle et tôt ou tard subissent la même fin. Relativement au globule blanc, l'individualité de la cellule épithéliale est donc fortement affaiblie. Ou plutôt l'individualité est demeurée entière sans doute ; mais enserrée dans les frontières anatomiques tracées par les cellules voisines, enchaînée par les obligations d'une association fonctionnelle, elle ne peut s'exercer et demeure latente, étouffée par les nécessités de la vie en commun dans l'organisme qui l'asservit à sa personnalité. La cellule est demeurée une ; mais de moins en moins elle est un individu, en devenant de plus en plus une partie. On verra plus loin (p. 37) que l'individualité cellulaire peut se présenter sous une forme plus effacée et plus obscure encore que dans la cellule du tissu.

D'après les exemples précédents, *c'est le caractère d'individualité qui domine dans la notion de la cellule* ; il suffit même pour la définition de celle-ci. La cellule, comparée à une colonie de Volvocinées, à un Ver de terre, à un état de Fourmis, est l'individu le plus simple que nous connaissions réellement.

Quant à la nature même de l'individualité de la cellule, elle est tout aussi discutable que celle de toute propriété vitale du protoplasma, qui a été mise en question plus haut. Car cette individualité, même dans le cas de l'Amibe, n'est faite que de la somme des actes, mouvement, nutrition, multiplication, du protoplasma. Or, dire que le protoplasma *se* meut, *se* nourrit, *se* multiplie, c'est une façon imagée, biologique, de dire qu'il *est* mû, nourri, multiplié ; ce qui seul est réel. Autrement dit, le protoplasma et par suite la cellule, au lieu d'une activité propre, n'a que l'obéissance passive aux conditions extérieures. La cause de toutes les manifestations de la cellule réputées individuelles est en dehors d'elle, réside dans les conditions : extérieures d'où ces manifestations sont réductibles à des actions physico-chimiques (Maupas, Verworn, Le Dantec).

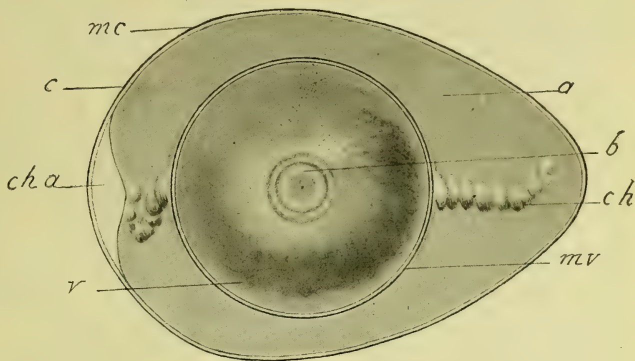


Fig. 7. — *Œuf de Poule, ouvert.*

v, vitellus ou jaune de l'œuf. — *mv*, membrane vitelline. — *b*, blastoderme ou disque germinatif.— *a*, albumen ou blanc d'œuf.— *mc*, membrane coquillière. — *c*, coquille. — *ch*, chalazes.— *cha*, chambre à air.

Cela ne veut pas dire que le protoplasma, la cellule, l'Amibe n'aient pas le sentiment de ces conditions extérieures : puisqu'ils sont excitables par ces conditions, ils peuvent bien leur être sensibles ; et des processus psychiques se passent certainement en eux (Binet, Verworn, Luciani, Soury, etc.) ; mais aucun de ces processus psychiques ne doit être conscient dans les cellules, chez les Protozoaires eux-mêmes (Verworn, Soury) ; car la conscience est l'ombre projetée par les modifications fonctionnelles d'un organe sur un autre organe du corps : organe qui fait ici défaut.



Fig. 8. — *Spermatozoïde d'un Dindon* (Meleagris gallopavo).

t, tête. — *c*, filament caudal. — *i*, pièce intermédiaire à la tête et à la queue. × 500. D'après Ballowitz.

2° **Exemples morphologiques.** — La cellule peut être définie morphologiquement un petit corps limité, de forme variable, habituellement sphérique ou polyédrique.

Les cellules varient énormément de forme et de taille, d'ailleurs, à tel point que l'examen même succinct des formes variées des cellules ne saurait être fait ici.

Pour se faire une idée de l'étendue des différences de taille et de forme des cellules, chez une même espèce animale, qu'on compare à ce double point de vue le jaune d'œuf de la Poule qui représente la cellule-œuf, et le spermatozoïde du Coq ou d'un autre Gallinacé, qui est une cellule transformée ; le premier, arrondi, mesure 3 centimètres de diamètre (fig. 7), le second, filiforme, n'a que 50 μ de longueur (fig. 8). Qu'on y ajoute la comparaison de la cellule nerveuse de

l'écorce cérébrale et du globule sanguin chez l'Homme ou un autre Mammifère; la cellule nerveuse, hérissée de toutes parts de prolongements ramifiés (fig. 9), envoie l'un de ces prolongements du cerveau jusque dans la moelle épinière, à une distance de plus d'un mètre; le globule rouge du sang, discoïde, de forme géométriquement régulière, ne mesure que 7 μ de diamètre (fig. 10). Mettant en regard l'un de l'autre deux êtres unicellulaires, on verra que la différence de taille et de forme n'y est pas moins accusée; une Bactérie, qu'on peut considérer comme une cellule d'organisation rudimentaire, a la forme très simple d'un globule ou d'un bâtonnet, et sa taille ne dépasse pas quelques μ; certaines Algues, telles que les *Caulerpa*, dont on a fait des êtres unicellulaires d'organisation très parfaite, atteignent des dimensions considérables et une forme très compliquée (fig. 14). Ce sont là des cas extrêmes.



Fig. 9. — *Cellule nerveuse de l'écorce cérébrale d'un Chien.*

cn, corps cellulaire avec le noyau. — *dl*, *dp*, prolongements (dendrites latéraux et dendrite principal). — *a*, prolongement qui se continue jusque dans la moelle épinière (axone). — *c*, collatérales de l'axone. × 250.

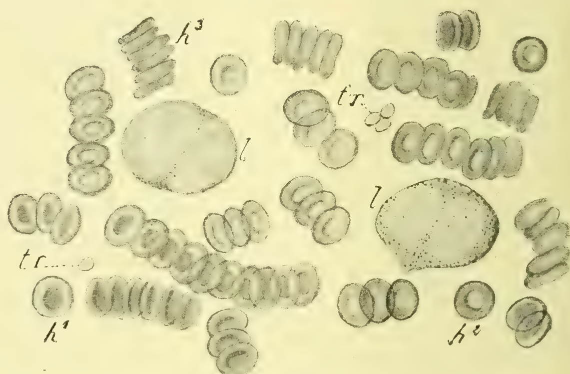


Fig. 10. — *Globules sanguins de l'Homme.*

h, hématies ou globules rouges. — *l*, leucocytes. — *tr*, trombocytes. × 250.

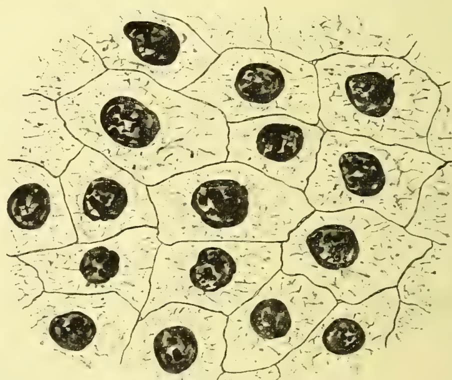


Fig. 11. — *Massif de cellules végétales.*

En règle générale, les cellules sont de forme arrondie ou polyédrique : arrondie, si elles sont isolées et libres; polyédrique, si elles sont juxtaposées en un tissu (fig. 11). Cette forme polyédrique n'est du reste pas le résultat d'une pression réciproque que les cellules exerceraient les unes sur les autres, comme on l'a dit trop souvent, mais elle est due à ce que les cellules rencontrent tout autour d'elles les mêmes obstacles à leur expansion naturelle.

La forme extérieure et la taille des cellules sont d'ailleurs susceptibles de *variations* brusques très importantes, *grâce aux mouvements actifs du protoplasma.* Les deux sources principales du changement de forme de la cellule sont *l'activité amiboïde* et *l'activité filaire.* Un grand nombre de cellules sont capables de changer de cette façon leur forme à chaque instant ; telles sont les Amibes et les amibocytes du sang et de la lymphe, que nous connaissons déjà ; leur mouvement, dit amiboïde, a été observé depuis fort longtemps. Plus souvent encore, les cellules auraient la faculté d'émettre des prolongements délicats, filamenteux, de filer pour ainsi dire leur protoplasma (fig. 12) ; cette « activité filaire », qui est très développée chez les Héliozoaires, se retrouverait aussi dans des cellules appartenant à des êtres supérieurs et serait, d'après ANDREWS, une propriété générale du protoplasma, grâce à laquelle la forme des cellules peut varier dans des limites assez étendues.



FIG. 12.— *Germe embryonnaire d'une Astérie au stade blastula (activité filaire des cellules).*

Les cellules embryonnaires *c.e*, et les globules polaires *g* émettent de nombreux prolongements filamenteux (activité filaire). Sur le vivant, d'après ANDREWS.

On verra plus tard que les cellules sont fréquemment munies de véritables organes, dont quelques-uns, extérieurs, modifient sensiblement la forme générale du corps cellulaire. Ainsi dans nombre de cellules épithéliales, qui forment le revêtement du corps ou de quelqu'une de ses grandes cavités

la face libre de la cellule est hérissée de petits prolongements appelés « c vibratiles » qui changent du tout au tout l'aspect extérieur de l'élément.

Dans nombre d'organismes cellulaires, la forme du corps est en rapp avec une différenciation m phologique en parties distinct Il en est ainsi par exemple c Grégarines, des Algues Siphon cladiées. Les Grégarines sont c organismes unicellulaires qui vent en parasites dans certai organes et dans le tube digest notamment des hôtes les plus vers ; chaque Grégarine prése typiquement (fig. 13) une par



FIG. 13. — Actinocephalus spec. nova LÉGER, *Grégarine de l'intestin d'une larve de Phrygane.*

d, deutomérite, avec le noyau. — *p*, protomérite. — *e*, extrémité antérieure transformée en organe de fixation. — *ep*, cellules épithéliales de l'intestin de l'hôte sur lesquelles la Grégarine est fixée. D'après une préparation de LÉGER. × 500.

antérieure (d'ailleurs inconstante) appelée « épimérite », reliée par un col à une deuxième portion nommée « protomérite », celle-ci suivie à son tour d'une partie postérieure, le « deutomérite », qui loge le noyau. Chez une Algue Siphonocladiée, le *Caulerpa* par exemple (fig. 14), la différenciation du corps cellulaire en parties prend les caractères d'une complication anatomique comparable cellule qui divise le corps des plantes supérieures pluricellulaires ; le thal de cette Algue se partage en effet en une tige rampante, munie de branch latérales, analogues à des feuilles, et en tubes analogues à des racines.

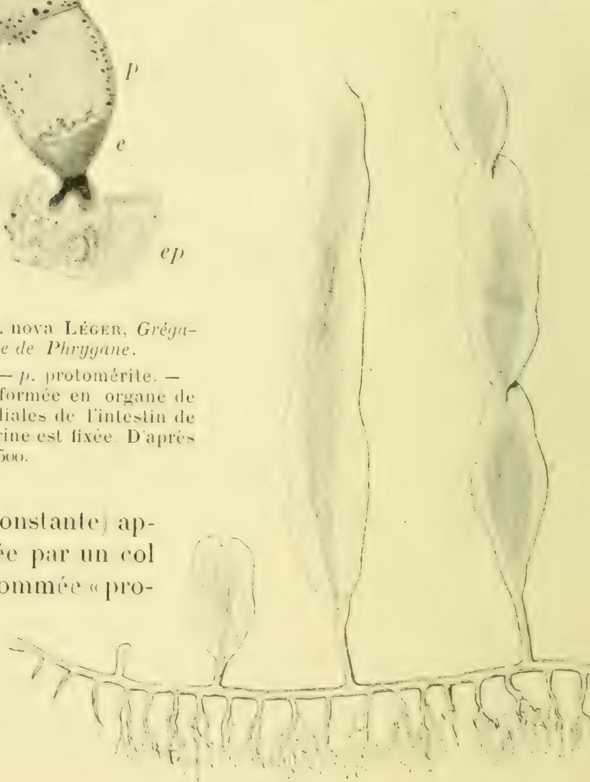


FIG. 14. — Caulerpa (*Algue Siphonocladiée à structure continue, d'apparence unicellulaire*).

Grandeur natur. D'après REINKE, emprunté à VERWORN.

Article 2. — LES ORGANES ESSENTIELS DE LA CELLULE

MINIMUM DE COMPLICATION ORGANIQUE DANS LA CELLULE. — LES PLASTIDES.

Chacune des cellules que nous avons prises pour exemples morpholo-
ques et toutes celles qu'on pourrait encore considérer comprennent essen-
llement plusieurs parties : un *corps protoplasmique*, ou *corps cellulaire*, ou
toplasme (improprement « protoplasma ») ; un *noyau* ou *corps nucléaire ;*
e *membrane cellulaire* plus ou moins nette.

A. **La membrane cellulaire.** — Elle fut la première connue, et pour cette
son conserva longtemps premier rang dans la hié-
rchie des parties consti-
antes de la cellule. Les
llules en effet passèrent
abord pour des cavités
ns paroi propre (Hooke,
alpighi, 1675) (fig. 15),
is on en fit des utricules,
s cellules au sens propre
mot, c'est-à-dire des ca-
és limitées par une paroi
opre, par une membrane
enveloppe. Sur cette don-
e fut fondée la *théorie
llulaire* de Schleiden et
Schwann. La théorie cel-
aire est restée ; mais la
embrane a cédé la pre-
ère place au protoplasma
ns la notion de la cel-
e. Elle a presque failli disparaître, comme partie essentielle de la cellule,
r une exagération réellement fautive. Car la membrane existe toujours
us une forme quelconque, plus ou moins nette, à la surface de la cellule. Il
t en effet impossible de comprendre un corps protoplasmique, plongé
ns un milieu différent de lui-même, dont la surface ne se modifierait pas
une façon quelconque au contact de ce milieu, et ne se différencierait pas
une pellicule enveloppante, en une membrane, se distinguant du proto-
asma au point de vue de la densité, de la solidité, de la pénétrabilité. Dans
cas de cellules qui ne sont en rapport qu'avec leurs congénères et voi-
nes, le corps protoplasmique de chacune doit être séparé par une pellicule
elconque de ceux des autres; sans quoi il se confondrait avec eux, étant
même nature, et il n'y aurait plus lieu de distinguer des cellules (1).

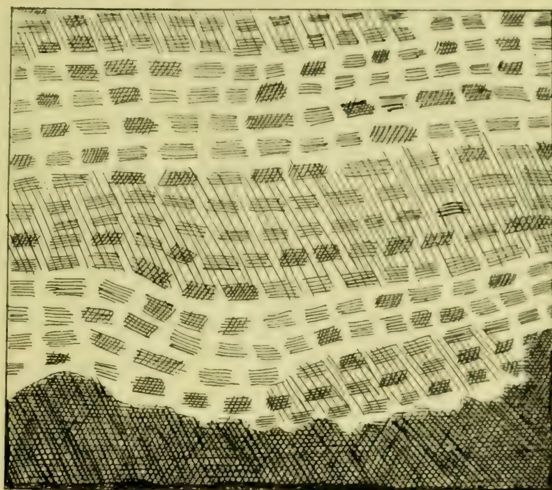


Fig. 15. — *Fac-simile d'un fragment d'une planche de* Hooke (1667), *représentant une couche de liège.* Copié d'après Henneguy.

1) Cet argument téléologique n'est que provisoire ; on verra plus tard, dans le livre
nsacré à la division cellulaire, la cause efficiente de cette disposition.

B. Le protoplasma. — La théorie cellulaire, c'est-à-dire celle qui donnait la prépondérance à la membrane cellulaire, devait faire bientôt place à une autre, à la *théorie du protoplasma*. D'une part, en effet, on montrait que la membrane cellulaire était inconstante et que certaines cellules en étaient dépourvues; d'autre part, Max Schultze et de Bary, en reconnaissant des propriétés identiques au protoplasma des cellules animales, à celui des cellules végétales et au sarcode des organismes inférieurs, prouvaient l'essentialité d'un protoplasma universellement répandu dans toutes les cellules. Max Schultze déclara que la membrane cellulaire n'est qu'accessoire, le protoplasma essentiel au contraire, et définit la cellule : un grumeau de protoplasma doué des propriétés vitales.

C. Le noyau. — A cette époque, bien que Brown eût découvert depuis longtemps déjà le noyau (1833), on en ignorait encore les caractères morphologiques et les attributions physiologiques. Mais les recherches de nombreux observateurs (1) montrèrent ensuite le rôle important joué par le noyau dans la division des cellules et disposèrent les histologistes à retirer au protoplasma (mieux au cytoplasma) la suprématie dans la cellule pour la donner au noyau. Depuis ce moment, la découverte de parties importantes du cytoplasme (le corpuscule central, le noyau accessoire, les fibres cytoplasmiques de toute nature) a rétabli l'équilibre entre les deux parties de la cellule, sinon rendu la prépondérance au cytoplasma.

D. Le protoplasma et le noyau, éléments également nécessaires de la cellule. — Pour montrer que le protoplasma et le noyau sont des éléments indispensables l'un et l'autre à la constitution d'une cellule, il faut : en premier lieu, faire voir qu'il n'y a pas dans la nature de protoplasma et de noyau vivants seuls, l'un sans l'autre, qu'il n'existe pas d'êtres vivants formés seulement par du protoplasma ou seulement par un noyau, de cellules anucléées et de noyaux nus ; en second lieu, rechercher quel est dans une cellule formée de protoplasme et d'un noyau le rôle de l'un et de l'autre dans la vie cellulaire et si ce rôle est également indispensable pour l'existence et le fonctionnement de la cellule.

Existe-t-il des cellules anucléées et des noyaux nus ?

L'existence de noyaux nus doit être reléguée au rang des fables ; car toujours autour de ces noyaux qu'on croyait nus on a pu déceler une couche très mince de cytoplasme.

Quant aux cellules anucléées, la question a besoin d'être examinée de plus près. Il y a vingt ans et plus, l'existence de formes imparfaites de cellules était admise sans conteste. Hæckel avait divisé les éléments vivants en cellules ou « cytes », pourvus d'un noyau, et en fausses cellules ou « cytodes » privés de noyau. Parmi les cytodes de Hæckel se trouvaient les Bactéries, les Cyanophycées et les Monères.

Les Monères sont des êtres très inférieurs, constitués par une masse de protoplasma, de forme variable et parfois informe. Tels sont le *Protogenes primordialis*, le *Protamœba primitiva*, le *Protomyxa aurantiaca*, le *Bathybius Hæckelii*, le *Myxodictyum*. La liste des Monères authentiques, c'est-

(1) Schneider, Fol, Bütschli, Strasburger, O. et R. Hertwig, Flemming, E. Van Beneden, Rabl, etc.

lire réellement dépourvues de noyau, va diminuant de jour en jour; et du ste on peut se demander si, son existence étant admise, la Monère n'est s la forme inférieure, anucléée, le premier stade, d'un être plus parfait, rganisation cellulaire.

Quant aux Bactéries et aux Cyanophycées, leur constitution est très ntroversée. Tandis que des bactériologistes distingués, MIGULA, FISCHER 'usent aux Bactéries tout noyau, BÜT-ILI, et après lui CATTERINA, NADSON, EMANN, FEINBERG ont réussi à distinguer ns le corps des Bactéries vraies et des ganismes voisins, un corps interne lumineux et une écorce mince (fig. 16). premier serait le représentant du yau des êtres supérieurs, l'écorce qui ntoure serait l'équivalent du cytoplasme s véritables cellules. On peut ranger ns une troisième catégorie des auteurs i, comme MITROPHANOW, DANGEARD, dmettent pas que la substance nucléaire trouve concentrée dans la Bactérie us la forme figurée d'un noyau, mais e bien plutôt elle est diffuse dans toute masse, soit à l'état de grains, soit à tat dissous.

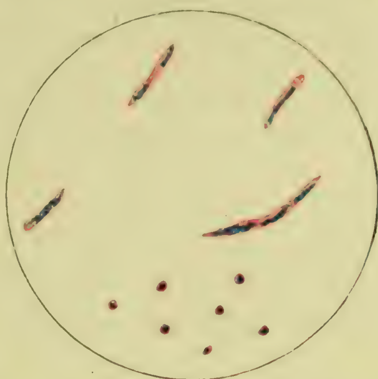
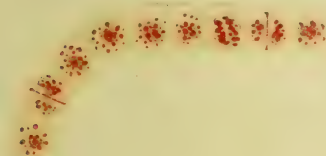


FIG. 16. — *Micrococques et Bacilles du charbon, montrant le corps nucléaire et l'écorce protoplasmique.*

Dans le bas du champ du microscope, les Micrococques ; dans le haut, les Bacilles. D'après FEINBERG.

Chez les Cyanophycées (Nostocs par emple), on a pu aussi, par l'emploi des réactifs colorants, déceler l'exis-nce d'un corps chromatique central qu'on a considéré comme représentant noyau (fig. 17).

De cet aperçu il semble résulter que l'existence de cellules anucléées, dépourvues non seulement d'un noyau figuré, mais même de substance nucléaire, est bien improbable, si bien qu'on peut conclure que cette substance nucléaire tout au moins est nécessaire à la vie cellulaire.



17. — *Filament de Nostoc sp. (?) avec les corps chromatiques.*

ns chaque article, on trouve un corps hromatique central et plusieurs grains hromatiques plus foncés disséminés ans le corps cellulaire. Les deux avant-erniers articles sont en division : dis-osition symétrique de la chromatine par apport au plan de division ; cloison cel-ılaire finement grenue. × 750.

L'observation directe n'est pas seule d'ailleurs à prouver le caractère indispensable du noyau ou du moins de sa substance. On a réalisé expérimentalement des cellules anucléées ou des fragments anucléés de cellules, dont on examinait ensuite la vitalité et les principales fonctions. On s'y est pris pour cela de deux façons différentes. Les uns, à l'exemple NUSSBAUM, tels que GRUBER, BALBIANI, HOFER, VERWORN, LILLIE, ont tranché le noyau par une véritable vivisection, pratiquée sur des Proto-aires de grande taille. Cette opération, dite « mérotomie », qui se fait à l'aide petits scalpels très tranchants, consiste par exemple à couper en deux

ou trois morceaux ou mérozoïtes le corps d'un Protozoaire. Si les sections sont conduites de telle sorte que chaque morceau renferme un fragment de noyau (fig. 18), chacun aussi régénère ce qui lui manquait et reproduit un Protozoaire complet. Si au contraire l'un des mérozoïtes ne contient pas trace de noyau, il continue bien à vivre pendant quelque temps, mais il finit par périr et en tout cas est incapable de régénérer la partie absente.

On a eu recours aussi à d'autres moyens que la vivisection pour obtenir des cellules ou parties de cellules dépourvues de noyau (Haberlandt, Klebs, Gerassimoff). Ce dernier, par exemple, en éthérisant ou en refroidissant des filaments d'Algues où les cellules sont en voie de division, a constaté que, des cellules-filles formées, l'une naît dépourvue de noyau, et il s'est appliqué à suivre son évolution. Les résultats obtenus par ces divers moyens sont con-

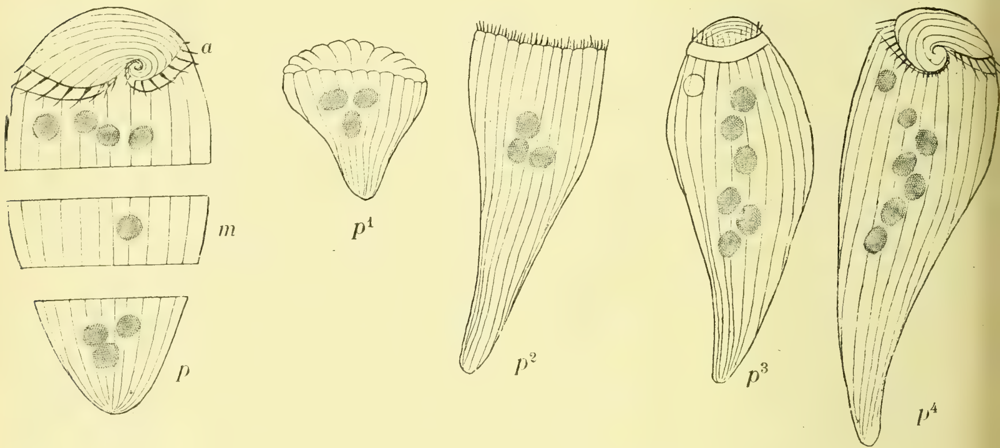


Fig. 18 — *Mérotomie du* Stentor cæruleus, d'après Balbiani.

Le Stentor a été coupé transversalement en trois segments, *a*, *m*, *p*, dont chacun contenait un ou plusieurs articles du noyau moniliforme, caractéristique de cet Infusoire. Chacun de ces segments s'est régénéré en un individu complet. Les dessins p^1 à p^1 offrent les quatre stades principaux de la régénération du segment postérieur.

firmatifs de ceux de la mérotomie. L'expérimentation, faite de diverses façons, vient donc s'ajouter à l'observation directe pour prouver que les cellules ne peuvent vivre complètement et indéfiniment sans noyau, et que le protoplasma seul ne suffit pas à l'existence d'une cellule.

Lillie a fait la contre-partie de ces expériences en montrant que les noyaux nus ne peuvent vivre, et en déterminant la quantité minima de protoplasme qu'il est nécessaire de conserver autour du fragment nucléaire, dans un mérozoïte de Stentor, pour que celui-ci puisse subsister. D'après ses recherches, le protoplasma s'est montré tout aussi utile au noyau que celui-ci au premier.

La conclusion de tous ces faits est que le *noyau et le protoplasma sont deux parties de la cellule également importantes*, *tant morphologiquement que physiologiquement*, si bien qu' « avec la disparition de l'un ou de l'autre cesse la notion de la cellule » (M. Schultze). Les deux parties sont unies en une « symbiose cellulaire » (Watasé), forment une « raison sociale » (Hartog),

où les deux associés, cytoplasme et noyau, sont absolument nécessaires à la vie commune, à la vie de la cellule.

Après avoir établi la nécessité de la présence dans la cellule des deux composants, du cytoplasme et du noyau, il resterait à accomplir la seconde partie de la tâche que nous nous sommes proposée, c'est-à-dire à rechercher quelle est dans l'association symbiotique la part qui revient à chacun des composants dans la vie de l'ensemble, à déterminer quelles sont les relations physiologiques qui unissent l'un à l'autre. Cette question, qui ne s'impose pas ici et n'a été soulevée que parce qu'elle est le corollaire de la première, reparaîtra dans le livre III, où elle sera examinée.

Nous avons vu que deux éléments essentiels, le protoplasme et le noyau, constituent la cellule. Mais la cellule représente une forme parfaite de l'individu vivant. N'en est-il pas de plus simplement organisée, et quel serait le minimum d'organisation ? On peut penser, avec Le Dantec, qu'il existe des êtres vivants chez lesquels il n'y a pas encore de différenciation de la substance vivante en protoplasme et en noyau, ni même en substance protoplasmique et en substance nucléaire ; on pourrait donner le nom de *plastides* à ces organismes très inférieurs, qui représentent l'individualité la plus simple, avec le minimum possible de complication organique.

Article 3. — L'INDIVIDUALITÉ CELLULAIRE

LE MINIMUM D'INDIVIDUALITÉ ; ÉNERGIDES, TERRITOIRES ET SYMPLASTES

A. **La notion de l'individu-cellule.** — La notion cellulaire est fondée sur la reconnaissance d'un certain nombre de caractères appartenant à la cellule.

La cellule doit être de *forme définie*. Le légendaire *Bathybius*, qu'on assurait tapisser d'immenses étendues du fond de la mer, n'est qu'une masse informe et illimitée de substance vivante et pas une cellule.

Elle est *indivise*. Divisée artificiellement, elle donne lieu à des fragments qui ne sont pas des cellules et ne le deviendront que quand ils se seront complétés chacun jusqu'à reproduire le type de la cellule dont ils proviennent. D'autre part, en se divisant naturellement, la cellule disparaît en donnant naissance à deux cellules nouvelles.

La cellule doit être *une*. On avait voulu rejeter ce caractère de l'unité cellulaire, parce qu'on savait que certains œufs, ceux des Platodes, des Hydroméduses, ingèrent des cellules nourricières entières (fig. 19), si bien que l'œuf définitif serait formé d'une pluralité cellulaire. Des recherches de Brauer, Doflein, Groenberg sur l'œuf de *Tubularia*, on peut conclure que la cellule-œuf ne se comporte pas autrement qu'un animal carnassier qui engloutit une proie vivante et que la nature de son alimentation ne compromet en rien son unité.

De tous les caractères de la cellule, c'est l'*individualité* qui a le plus d'importance. Nous avons à rechercher successivement : comment il faut comprendre cette individualité et les limites de l'individu cellulaire ; quel

est le minimum de l'individualité cellulaire : si enfin la doctrine de l'individualité des cellules doit être maintenue.

Mais avant d'examiner les cas dans lesquels l'individualité cellulaire disparaît presque et devient discutable, il faut rappeler brièvement ceux où cette individualité au contraire revêt sa plus complète expression.

Tel est celui des Protozoaires et des Protophytes. Vivant librement, ces cellules paraissent jouir d'une telle indépendance dans leurs manifestations vitales, qu'il faut s'être convaincu qu'elles ne sont faites que de protoplasma et que la vie du protoplasma dépend entièrement des conditions ambiantes,

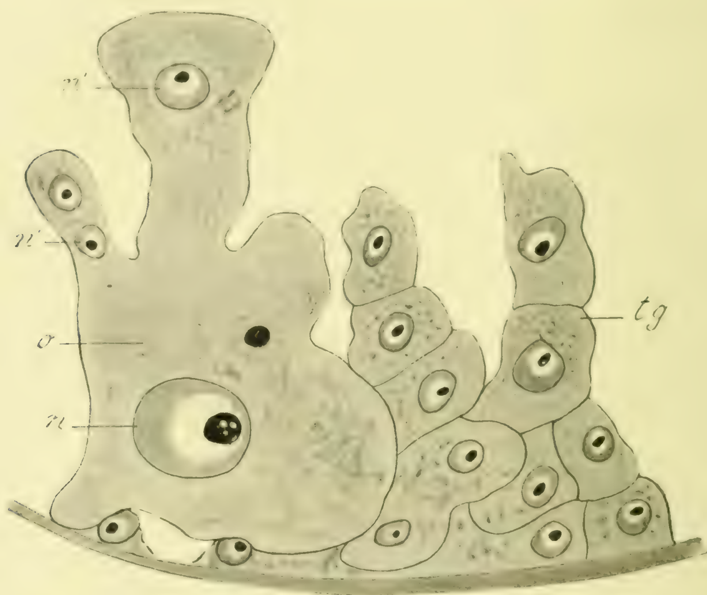


Fig. 19. — *Jeune cellule-œuf et tissu germinatif voisin, chez* Tubularia larynx.

L'œuf *o*, outre son propre noyau *n*, contient plusieurs autres noyaux *n'*, provenant de cellules nourricières du tissu germinatif, ingérées par lui. — *tg*, tissu germinatif voisin. D'après Doflein.

pour ne pas se laisser aller à faire des Protozoaires et des Protophytes des êtres autonomes, des individus physiologiquement, psychiquement très parfaits. D'ailleurs la cellule prend, avec les Protozoaires et les Protophytes, un haut caractère d'individualité par le fait du perfectionnement et de la complication souvent très grande du corps, et ces êtres, bien qu'unicellulaires, possèdent des organes aussi différenciés que le sont ceux des individus animaux et végétaux appartenant aux types élevés de la série. La complication anatomique de la forme extérieure est déjà remarquable chez les Radiolaires, chez les Vorticelles, avec leur corps divisé en pédoncule et corps proprement dit, chez les Grégarines segmentées en deux et même trois parties (fig. 13). Mais c'est chez certaines Algues, qui forment le groupe des Siphonocladiées, que le perfectionnement anatomique est poussé le plus loin. Car bien que ces plantes soient unicellulaires ou du moins qu'elles manquent de cloisons intérieures divisant leur substance en cellules distinctes, néanmoins, en même temps qu'elles atteignent une taille très considérable, la

différenciation de la forme extérieure y est poussée si loin qu'elles possèdent tous les organes des plantes supérieures pluricellulaires. Par exemple, chez *Caulerpa* (fig. 14), le corps cellulaire se divise en une tige rampante ou rhizome, de laquelle s'élèvent des expansions foliacées, et d'où partent d'autre part des tubes rhizoïdes comparables à des racines.

Certaines cellules des êtres pluricellulaires, de même que les Protozoaires et les Protophytes, arrivent à un degré d'individualité assez élevée, soit parce que ces cellules mènent une vie isolée et libre, soit parce que les cellules s'individualisent matériellement en s'isolant par des dispositifs variés. C'est ainsi que les globules blancs ou amibocytes des liquides nourriciers, les spermatozoïdes animaux et végétaux peuvent se voir attribuer une sorte d'individualité morale, qui, bien entendu, doit être moins prise au sérieux encore que celle des Protistes, où déjà elle n'était qu'apparente. D'autre part, certaines cellules, notamment les corps reproducteurs, les spores et les œufs, mènent en dehors de l'organisme qui les a formés et dont ils dépendent, une vie latente plus ou moins longue pendant laquelle elles sont indépendantes ; pour ces cellules, à cette indépendance morale s'ajoute l'isolement matériel qui leur est assuré par des enveloppes de forme et de nature variée, destinées à les protéger contre les injures extérieures de toutes sortes (œuf de Poule, fig. 7).

B. **Énergides, territoires, anastomoses cellulaires et symplastes.** — Si l'on voulait dans une masse protoplasmique semée de noyaux rendre distinctes un certain nombre d'individualités cellulaires, il ne suffirait pas d'y faire des séparations objectives et matérielles, en cloisonnant la masse par des membranes. Les territoires isolés ainsi ne seraient pas des cellules ; car la limitation des territoires de substance vivante par des membranes séparatrices n'est pas le fait essentiel ; l'existence de membranes cellulaires, comme on le verra plus loin, n'est pas une cause, mais un effet. Ce qui est capital, c'est que ces *territoires*, comme R. Virchow et Flemming les ont réellement nommés, soient autant de centres indépendants, autant d'*énergides*, selon l'heureuse expression de Sachs, ayant chacun dans une mesure variable une existence propre. La limitation d'une masse de protoplasma par une membrane rend plus complète la séparation cellulaire, mais ne la crée pas. Limité ou non, le territoire, l'énergide, sera le noyau et cette partie de protoplasma qui l'entoure et qui est soumise à son influence.

Les expressions de territoire, d'énergide viennent d'être employées l'une pour l'autre. Le terme de cellule coïncide presque à son tour avec celui d'énergide, puisque ce qui distingue la cellule de l'énergide, c'est un élément, constituant la membrane cellulaire, qu'on s'accorde à regarder comme accessoire. Il importe cependant d'éviter la confusion des termes et de préciser la valeur de chacun d'eux.

Par *énergide*, Sachs et Kupffer entendent le protoplasma d'une cellule et le noyau qui gouverne ce protoplasma dans une certaine sphère d'influence ; l'énergide est, dans une cellule, la partie exclusivement douée d'irritabilité, d'énergie cinétique, directrice de la nutrition, initiatrice dans la prolifération ; elle est le « foyer vital » de la cellule (Haacke). Si dans la cellule on négligeait les produits plus ou moins inertes de son activité et la membrane qui l'entoure, il n'en resterait que les parties essentielles, noyau

et protoplasma, c'est-à-dire l'énergide, et les deux notions de l'énergide et de la cellule se superposeraient, comme pour Kölliker, van Bambeke, Hansen et d'autres.

Pour éviter la perte d'un vocable précieux, outre qu'on réservera le terme d'énergide pour désigner précisément la cellule réduite à ses parties essentielles, on s'en servira aussi dans le cas suivant. Il y a des cellules, parfois très considérables, dont le protoplasma est semé de noyaux quelquefois innombrables (fig. 20). On emploiera le terme de cellule pour l'ensemble, et celui d'énergide pour chacun des districts protoplasmiques nucléés dont il se compose. Il est d'autant plus légitime de distinguer ces districts, en leur donnant à chacun un nom, que dans la réalité ils se séparent souvent les uns des autres dans la suite de leur évolution et deviennent autant de cellules limitées par des membranes. D'après cela, on devra entendre par énergide non seulement la partie réellement vivante d'une cellule, mais aussi la cellule en puissance, non encore matériellement individualisée.

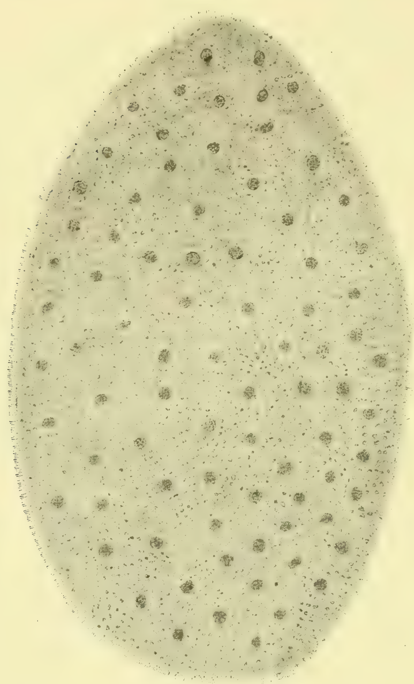


Fig. 20. — *Opalina ranarum*, Infusoire cilié, parasite du rectum de la Grenouille, représentant une cellule multinucléée, composée d'un grand nombre d'énergides. × 120.

Quant au *territoire*, il doit désigner autre chose encore. Il est évident que l'action d'une cellule ne s'exerce pas seulement en elle-même, mais encore au delà et autour d'elle, dans une certaine sphère d'influence ; c'est dans l'étendue de ce territoire que la cellule excrétera ses produits, déposera des substances variées, exercera sur les corps voisins une action attractive ou répulsive, etc. Voici un exemple de ces territoires. Il existe dans l'organisme des cellules dites de soutien, dont il sera question plus tard ; elles ont pour

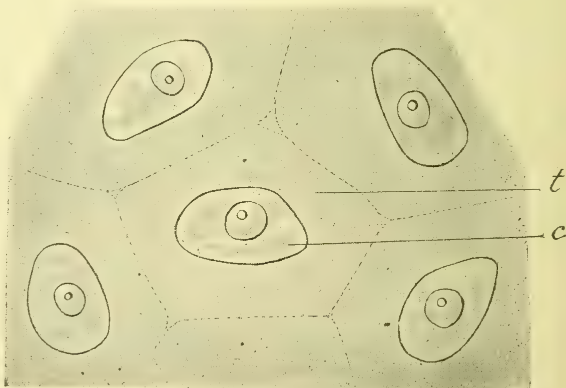


Fig. 21. — *Schéma des territoires ou zones d'influence de la cellule*. *c*, cellules. — Les lignes pointillées, tracées dans la substance intercellulaire, y délimitent les territoires *t* ou zones d'influence des cellules.

attribut essentiel de déposer entre elles des substances dites intercellulaires, auxquelles l'organisme doit la cohésion de ses parties et sa solidité (fig. 21). Le cartilage, connu de tous, est l'une de ces substances intercellulaires, produite par des cellules dites cartilagineuses. Or, autour de chaque cellule, on peut, par certains réactifs colorants, mettre en évidence dans la substance intercellulaire, une zone globuleuse formée d'une substance chimique spéciale dite chondroïde bref une *Chondrinballe*, qui représente autour de chaque cellule le territoire d'influence de celle-ci (fig. 22). Cette formation, décrite par Renaut, Cajal, Moerner, Terrazas et d'autres, ne correspond peut-être pas au véritable territoire cellulaire ; du moins peut-elle servir à schématiser plus ou moins exactement ce qu'on ne voit pas habituellement autour des cellules dans la substance intercellulaire et ce qui néanmoins doit exister théoriquement, c'est-à-dire le territoire péricellulaire.

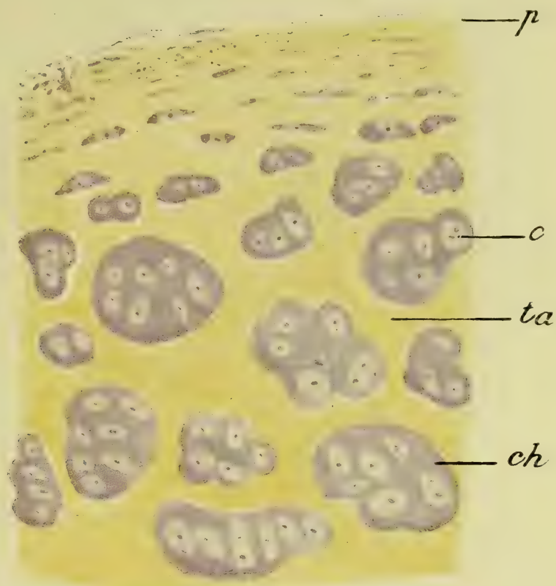


Fig. 22. — *Coupe du cartilage thyroïde du Bœuf,* montrant les zones globuleuses chondroïdes ou *Chondrinballen.*

c, cellules. — *ch, Chondrinballen.* — *ta*, travées de substance intercellulaire spéciale (albumoïde). — *p*, périchondre. × 120.

Nous avons vu par l'analyse des termes de cellule, d'énergide, de territoire, quelle idée théorique on doit se faire de l'individualité des cellules et des limites des individus cellulaires. Il faut voir à présent ce que sont pratiquement ces limites cellulaires.

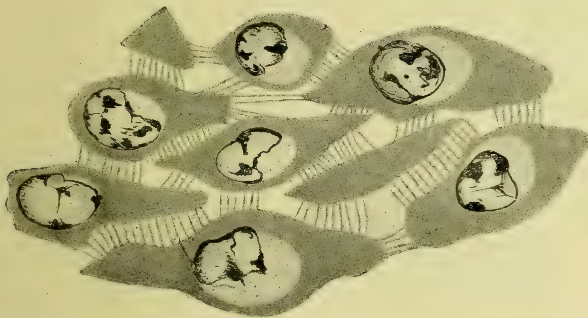


Fig. 23. — *Coupe de l'épithélium pavimenteux stratifié du pharynx de l'Homme.*

Ponts intercellulaires unissant les cellules voisines à travers les espaces intercellulaires. × 750.

Dans la nature, les cellules ne sont pas toujours séparées les unes des autres complètement, sur tout leur pourtour. Cependant, on admet qu'elles ne perdent rien de leur individualité à

leur fusion partielle, et qu'elles ne cessent pas, malgré leur séparation incomplète, d'être de véritables cellules. Il existe en effet nombre de cellules réunies par des communications protoplasmiques, qui passent à travers des trous de la membrane cellulaire et sont jetées sur les *espaces intercellulaires* comme autant de *ponts intercellulaires*, du protoplasma d'une cellule à celui d'une ou de plusieurs cellules voisines (fig. 23). Ces ponts intercellulaires sont très répandus dans les tissus animaux et végétaux, soit entre cellules de même nature, soit entre cellules d'espèce différente. La liste est presque innombrable des cellules diverses qu'on a trouvées unies par des ponts intercellulaires, et aussi des auteurs qui ont décrit ces ponts. Les exemples les plus connus sont : les cellules de l'épiderme et des épithéliums pavimenteux stratifiés des muqueuses, où les ponts ont été découverts par Schrön et M. Schultze, et les tubes cribreux des plantes.

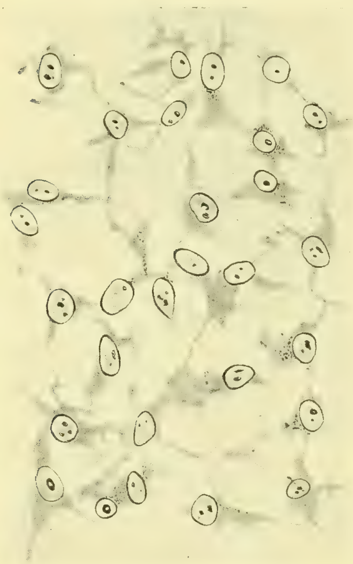


Fig. 24. — *Mésoderme formé de cellules mésenchymateuses* chez un embryon de Poulet de 45 heures d'incubation.

Cellules anastomosées en un réseau. × 250.

Des observations récentes (par exemple de Reinke, Hammar, Eismond, Andrews, etc.) faites sur des cellules très jeunes de l'embryon, en montrant dès ce moment les cellules embryonnaires reliées entre elles par des ponts, disposent à croire que ces communications ne sont pas le produit de soudures secondaires entre filaments émis par les cellules voisines, mais qu'ils représentent des connexions primaires existant dès l'origine entre ces cellules, dont l'individualisation n'aurait jamais été complète.

Les communications intercellulaires ne se présentent pas seulement sous la forme de ponts intercellulaires. Bien des cellules, sans rien sacrifier de leur individualité, dans l'opinion classique du moins, s'anastomosent complètement entre elles par leurs prolongements, de façon que ces anastomoses réalisent un vaste *réseau cellulaire* (fig. 24). C'est surtout dans le groupe des tissus dits mésenchymateux, dont il sera question plus tard, que ces anastomoses existent, que ces réseaux sont réalisés. Ici encore, la question s'est posée de savoir si ces cellules sont primitivement anastomosées ou si leur anastomose n'est que secondaire. Pour résoudre le problème, on s'est adressé au développement embryonnaire, d'une Annélide ou d'un Echinoderme par exemple. Tandis que les uns (E.-B. Wilson, Andrews) ont vu les cellules mésenchymateuses d'abord rondes et isolées les unes des autres, d'autres observateurs (A. Sedgwick, Mc Bride) prétendent que dès le début elles sont ramifiées et unies par leurs prolongements délicats en un vaste réseau.

Jusqu'ici on pouvait encore soutenir que, malgré la présence de ponts

intercellulaires, et de prolongements anastomotiques entre cellules voisines, malgré l'existence en somme d'un vaste réseau protoplasmique nucléé, les cellules ont néanmoins gardé leur autonomie ; car leurs limites sont conservées et ne sont effacées que là où d'une cellule à l'autre s'étend un mince filament anastomotique.

Mais il existe dans les organismes des étendues quelquefois immenses de protoplasma nucléé, sans une limite cellulaire visible ; c'est ce qu'on appelle des *symplastes*, des *plasmodes* ou des *syncytiums*. En voici deux exemples.

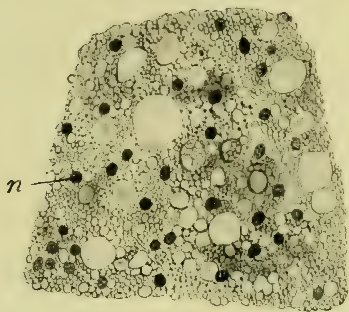


Fig. 25. — *Portion d'un plasmode d'un Myxomycète* (Tubulina cylindrica).

Dans le protoplasma, pumeux et vacuolaire, sont contenus de nombreux noyaux. *n*. — D'après une préparation de R. Maire. × 500.

On trouve, sur les feuilles et sur les branches pourries, des masses réticulées molles, de couleur blanche, jaunâtre ou brunâtre, dont la forme change incessamment, par des coulées de substance se faisant tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre Ce sont des plasmodies de Myxomycètes, de ces êtres jadis considérés comme des Champignons et rangés aujourd'hui parmi les animaux les plus inférieurs sous le nom de Mycétozoaires. Si l'on examine au microscope une travée du réseau plasmodial, on la voit constituée (fig. 25) d'une masse protoplasmique semée d'un grand nombre de petits noyaux ; cette plasmodie, au point de vue histologique, mérite bien son nom.

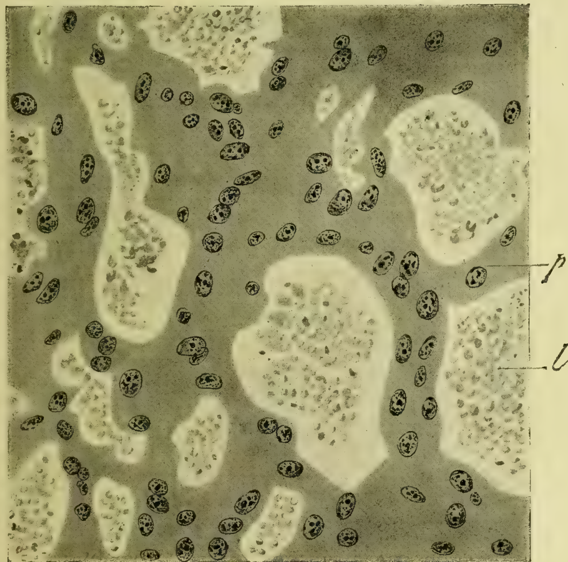


Fig. 26. — *Portion du plasmode ectoplacentaire du Cobaye.*
p, plasmode. — *l*, lacunes vasculaires sanguimaternelles. × 250.

Les recherches que plusieurs auteurs (Math. Duval, van Beneden, Hubrecht et d'autres) ont instituées sur le développement du placenta des Mammifères, ont montré que de la couche superficielle de l'embryon, dite ectoderme, se détache un tissu, qui a pu être appelé « ectoplacenta » à cause du rôle prépondérant qu'il joue dans l'édification du placenta ; or ce tissu, qui finit par envelopper les lacunes vasculaires sanguines de la mère et qui devient ainsi l'intermédiaire obligé entre le sang maternel

et l'embryon (fig. 26), n'est autre qu'un plasmode, qui a reçu d'ailleurs le nom de « couche plasmodiale » ; comme la plasmodie des Myxomycètes, il est formé lui aussi d'une masse protoplasmique abondamment nucléée.

Si l'on étudie la genèse des symplastes d'une part, leur destinée d'autre part, on voit qu'il n'y a pas de différence fondamentale à établir entre l'état symplastique et l'état cellulaire. On assiste en effet très souvent à la transformation cellulaire du symplaste et à la fusion symplastique d'un massif cellulaire. Ainsi, dans l'exemple du symplaste ectoplacentaire donné plus haut, la couche plasmodiale serait précédée, d'après Maximow, par une couche cellulaire, dont les cellules donneraient lieu à un plasmode, en confondant plus tard leurs limites, sous l'influence d'une excitation produite par le contact du sang maternel. Dans plusieurs cas analogues, on voit un agrégat cellulaire se transformer en une masse plasmodiale sous diverses influences. Inversement, il peut arriver que d'un symplaste naissent à un moment donné des cellules distinctes. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, l'épithélium intestinal du Triton, d'abord symplastique chez la larve très jeune, alors qu'il est chargé de matériaux vitellins, devient ensuite cellulaire quand les matériaux ont disparu (Herlitzka). C'est dans les symplastes qu'est réalisé le minimum d'individualité cellulaire ; un symplaste est un amas de « cellules concrescentes » (Bourne), de « cellules ouvertes » les unes dans les autres (His).

C. **La théorie cellulaire et la conception unitaire du symplaste.** — De tous les faits qui ont été énoncés jusqu'ici, de l'existence des ponts intercellulaires, des anastomoses larges, des symplastes, il faut tirer une conclusion générale. Que valent ces faits contre la théorie cellulaire ?

Dans ces derniers temps, en face des partisans de l'individualité cellulaire complète, fidèles à l'ancienne conception de Schleiden et de Schwann, s'est élevé le groupe des unitaires, dont Heitzmann et Rauber peuvent être considérés comme les fondateurs et que représentent aussi Whitman, Sedgwick, Hammar, Delage, Mc Bride, Labbé, Montgomery. En face de la théorie cellulaire, ils ont établi celle du symplaste. Elle prétend s'appuyer sur deux catégories de faits d'observation : l'organisme adulte formé par un vaste réseau protoplamisque semé de noyaux, qui le parcourt d'un bout à l'autre ; l'existence primitive d'anastomoses entre les plus jeunes cellules de l'embryon. Aussi, pour tous ces auteurs, le symplaste est-il primitif et l'état cellulaire n'est-il que secondaire ; le Métazoaire n'est pas primitivement une colonie de cellules, mais sa constitution cellulaire est acquise. Un état symplastique, acellulaire, a précédé l'état cellulaire, obtenu par la décomposition du corps protoplasmique nucléé en un certain nombre de segments, les cellules. Cette décomposition a été un perfectionnement nécessité par l'accroissement de la taille et par les besoins de la complication progressive des organes. Elle a eu pour principale conséquence la multiplication de la surface et, par suite, l'augmentation des échanges, puisqu'à une masse continue a succédé un corps cloisonné.

Cette *théorie du symplaste* est peut-être appelée à remplacer la théorie cellulaire, sur laquelle elle a la supériorité de s'accorder bien mieux qu'elle avec la donnée générale de l'évolution. Mais les faits sur lesquels elle s'appuie ne sont pas encore suffisamment établis pour lui former une base solide ;

et elle est bien plutôt un postulat théorique qu'une conséquence des observations.

Le plus grand mérite de cette théorie est qu'en considérant l'état cellulaire comme un perfectionnement, la cellule n'est plus une entité donnée, mais devient une forme acquise. Elle donne à la cellule dans le monde microscopique une place comparable à celle qu'il fallut jadis assigner à l'homme dans la nature ; elle le met à la suite, au lieu d'en faire un point de départ nécessaire. Au lieu que la cellule soit donnée comme une réalité inexplicable, elle nous la présente comme un résultat, en nous invitant à en chercher l'explication. Elle est donc plus scientifique. Déjà des explications de la forme cellulaire ont été tentées, fondées sur certaines expériences de physique.

Leur prétention n'est pas de dire que les cellules se forment véritablement ainsi qu'on le voit dans l'expérience, non plus que d'attribuer aux mêmes causes la formation naturelle des cellules et la production des cellules artificielles ; elles se bornent pour le moment à affirmer, qu'en dehors de la nature organisée on peut obtenir avec des matières brutes un aspect cellulaire de ces matières comparable à celui du protoplasma organisé en cellules. Les expériences de Bénard, Cartaud, Leduc, Charpentier, à cet égard, sont très curieuses. Cartaud trouve aux métaux une structure cellulaire ; l'attaque par l'acide azotique d'un cristal cubique de fer fait naître sur l'une des faces un aspect cellulaire. Bénard surtout, étudiant les tourbillons cellulaires qui se produisent dans une nappe liquide mince chauffée par sa partie inférieure, les courants de convection qui y règnent en permanence, rendant apparents les filets et les tourbillons liquides par des poussières extrêmement fines, puis photographiant la surface des liquides tourbillonnants, a obtenu des aspects tels que celui qui est représenté ci-contre (fig. 27), qui forcent l'attention. L'agent physique employé par Bénard pour produire ces effets est la chaleur ; mais, remarque-t-il, on peut prévoir que la même structure, dans le cas de mélanges complexes tels que le protoplasma, soit due à des phénomènes de diffusion ou d'osmose. C'est avec ces derniers moyens qu'ont travaillé Leduc et Charpentier ; étudiant les effets produits par la diffusion de la gélatine, ils ont montré que par des centres de diffusion multiples, on peut reproduire les formes des cellules des tissus vivants avec la membrane d'enveloppe polyédrique, le plasma intérieur et le noyau ; les formes mêmes des cellules dépendent des conditions d'isotonie des liquides employés.

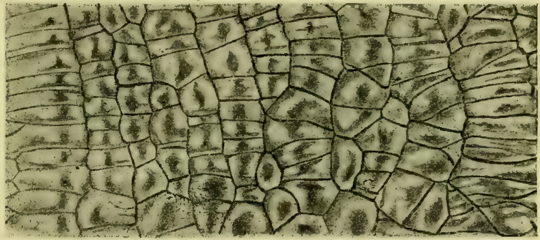


Fig. 27.— *Images cellulaires obtenues par le procédé de* Bénard, *tourbillons cellulaires dans une masse liquide.*

Phase où s'établit dans le liquide un régime cellulaire semi-régulier. De grandes coupures initiales ont décomposé la surface en bandes longitudinales ; celles-ci ont été ensuite découpées par des coupures perpendiculaires aux précédentes et transversales aux premières, en fragments rectangulaires qui sont les cellules. Le liquide est du spermaceti chauffé à 100°. Photographie grandeur naturelle.

En résumé, dans les réseaux que forment des cellules reliées par des ponts ou anastomosées par leurs prolongements, dans les symplastes où il n'y a pas trace d'état cellulaire, *il existe, sinon des cellules complètement délimitées, du moins des énergides qui sont des individualités plus ou moins autonomes.* Les cellules parfaites, c'est-à-dire les énergides parfaitement isolées, représentent l'expression la plus haute de ces individualités.

L'autonomie des énergides, des cellules, est leur caractère essentiel, qui comporte des degrés, mais ne fait jamais absolument défaut.

Cette autonomie est-elle héréditaire ou acquise ? A-t-elle de tout temps fait nécessairement partie de l'héritage de toute cellule ou énergide ; ou bien est-elle le résultat d'une acquisition actuelle de la part d'organismes encore en pleine évolution ? C'est là une question qui fait partie du problème le plus grave de la biologie cellulaire.

Dans la théorie cellulaire classique, toute cellule provient d'une cellule préexistante, suivant l'aphorisme célèbre de Virchow : *omnis cellula a cellula.* De la cellule qui lui a donné naissance le descendant hérite tous les caractères, et l'autonomie en première ligne Les individus cellulaires, comme les autres, ne naissent que des individus. Telle est la théorie cellulaire, soit sous la forme ancienne que Schleiden et Schwann lui avaient donnée en la fondant, soit sous sa forme moderne de théorie des énergides.

Ce n'est pas qu'on ne puisse concevoir et qu'on n'ait pas en effet conçu des individus vivants surgissant de toutes pièces du chaos de la matière, avec une individualité qui ne diffère pas de celle du cristal formé dans l'eau-mère. Il est même curieux de remarquer que la théorie cellulaire de Schwann, qui devait devenir une doctrine outrancière d'individualisme cellulaire et qui devait plus tard repousser avec intransigeance comme impossible toute autre naissance de la cellule qu'une origine cellulaire, est née elle-même sous la forme plus humble de la *théorie du blastème.* D'après cette théorie, qui expliquait la formation des cellules et qui était comme la partie génétique de la théorie cellulaire, Schleiden et Schwann, ses fondateurs, et Ch. Robin, son principal propagateur, admettaient que les cellules se forment, comme les cristaux dans l'eau-mère, dans un cytoblastème, soit contenu à l'intérieur des cellules déjà existantes, soit répandu dans les divers tissus du corps. La théorie du blastème n'a plus aujourd'hui que l'intérêt qui s'attache aux choses curieuses du passé de l'esprit humain. La génération libre de cellules dans un blastème n'a jamais été dûment observée.

La génération spontanée d'individus présentant, tels que les cellules, à la fois un maximum d'individualité et de complication organique, est à reléguer au rang des fables. Mais la cellule n'est que le terme le plus parfait d'une série d'individus. Si l'on simplifie l'organisation, deviendra-t-il toujours aussi nécessaire que l'individu naisse d'un autre semblable à lui même ? La question semble être résolue par l'affirmative. Quel que faible que soit la complication organique, l'individualisation demeure, au moins dans la naissance. La condamnation prononcée par Pasteur de la génération spontanée des Bactéries a valu à la Bactériologie sa méthode et ses résultats : les Bactéries sont engendrées par des Bactéries Plus bas encore dans l'échelle de ce qui vit, les plastides ne sont pour Wiesner et d'autres que des fils de

plastides, et nous entendrons plus tard Altmann proclamer cette formule : *omne granulum e granulo.*

Peu importe d'ailleurs la nature des individus, leur importance en étendue, leur perfectionnement organique, qu'ils soient petits ou très grands, qu'ils ne soient qu'un grumeau de protoplasma ou qu'ils possèdent les organes les plus parfaits. Les unités individuelles peuvent être à leur tour de tel ou tel degré. Un être vivant naît comme cellule individu-cellule ; puis l'individualité cellulaire disparaît dans l'individu ou personne, formé d'une pluralité de cellules, au détriment de l'individualité personnelle ; celle-ci peut à son tour être effacée, dans une société de personnes, par une individualité sociale. Ce qui se passe quand on examine la série ascendante de ces multiples de la cellule, qui sont la personne et la société, se retrouve pour les sous-multiples cellulaires ; les parties de la cellule à leur tour possèdent un certain degré d'individualité en partie absorbée par celle plus élevée et plus puissante de la cellule. Du haut en bas existe l'individualité ; la vie n'est pas possible sans individualisation de ce qui vit.

LIVRE II

MORPHOLOGIE DE LA CELLULE

Quand on examine avec un faible objectif une cellule vivante ou tuée par des réactifs quelconques, on ne constate que peu de choses de sa constitution morphologique. On voit une masse granuleuse, qui forme le *corps cellulaire*, *corps protoplasmique* ou *cytoplasma*, partie de beaucoup la plus considérable de la cellule. Sur un grand nombre de cellules vivantes, sur toutes les cellules qui sont en train de mourir, ou que l'on a tuées par des réactifs, on voit se dessiner vers le centre de la cellule un corps arrondi, bien délimité, plus clair que le reste ; c'est le *noyau* ou *corps nucléaire*. Le contour de la cellule s'accentue de plus en plus nettement et devient une ligne nette ; elle correspond à la membrane d'enveloppe ou *membrane cellulaire*. Là ne se bornent pas les parties constitutives de la cellule que l'histologiste peut observer. Il en est d'autres dont la constatation est beaucoup plus difficile sur le vivant, demande des conditions spéciales d'examen, et par suite n'a été faite qu'assez récemment : telles sont le corpuscule central, le corps accessoire, etc.

Si l'on cherche à classer ces différentes parties constituantes de la cellule, on dira qu'elle se compose d'abord d'un corps protoplasmique ou cellulaire, appelé aussi cytoplasma et, par abus de langage, protoplasma, qui constitue la plus grande masse de la cellule et qui en est la partie la plus essentielle. On nommera ensuite le noyau, dont le rôle dans la vie cellulaire a tant d'importance qu'on peut le considérer comme un organisme nucléaire, vivant en symbiose avec le protoplasma, ou tout au moins comme étant un organe essentiel de la cellule au même titre que le protoplasma. Des parties d'un caractère plus ou moins indispensable, fonctionnant comme autant d'organes cellulaires, la membrane, le corpuscule central, termineront la série des éléments constituants qu'on peut retrouver dans toute cellule, et qui font par conséquent partie de la constitution fondamentale. Outre ceux-là, on trouvera dans les diverses sortes de cellules des organes variés et spéciaux,

répondant à des besoins particuliers et à des fonctions spéciales de la cellule. Enfin, on rencontre souvent dans les cellules des êtres vivants qui les habitent, y vivent soit symbiotiquement, soit parasitiquement, et font temporairement partie de la constitution cellulaire, sur laquelle ils exercent une influence encore mal déterminée.

L'étude de toutes ces parties, qui sera successivement faite dans les pages suivantes, l'étude en somme de la cellule, s'appelle la *cytologie*. Elle se propose non seulement l'examen des caractères généraux de la structure cellulaire, mais encore elle passe en revue les manières d'être variées des différentes sortes de cellules, nerveuse, musculaire, glandulaire, etc. Il y a donc une cytologie générale et une cytologie spéciale. La première fera l'objet de ce livre II. Des aperçus de cytologie spéciale seront consacrés dans les livres V-VIII aux diverses catégories cellulaires représentées dans l'organisme.

CHAPITRE PREMIER

Le Cytoplasme.

Dans la constitution du cytoplasme, il y a à distinguer : la constitution physique ou moléculaire, qui est au delà de l'observation microscopique ; la structure, qui appartient à l'histologie, et qu'on distingue avec des objectifs assez puissants, donnant un grossissement de 1.000 à 2.000 diamètres par exemple ; la texture, qui est aussi du domaine de l'histologie et qu'une observation grossière, faite à un grossissement de 100 à 200 fois, suffit à montrer. Cette distinction est bonne à faire pour mettre de l'ordre dans les résultats et dans les idées. Mais il faut savoir qu'elle n'est pas absolue : qu'il n'y a, par exemple, entre la constitution physique ou moléculaire et la structure histologique aucune ligne de démarcation tranchée, et que l'une n'est sans doute que l'image agrandie de l'autre ; que la texture n'est à son tour qu'une structure histologique amplifiée, correspondant à un certain état fonctionnel ; que toutes trois sont au même titre le résultat du fonctionnement de la cellule.

L'étude d'une cellule musculaire donnera une bonne idée des rapports entre la constitution physique, la structure et la texture, et rendra bien compte de leur gradation (HEIDENHAIN). Après avoir pris connaissance à un très faible grossissement de l'aspect général de la coupe transversale d'un muscle (fig. 28, A), si l'on examine avec un objectif plus fort la section transversale d'une cellule musculaire, on verra que sa substance se décompose en polygones irréguliers séparés par des interstices plus clairs, qui sont la coupe d'autant de colonnes prismatiques, si bien que la cellule musculaire paraît avec une texture fasciculée (fig. 28, B). Employant un objectif beaucoup plus fort, et examinant la coupe transversale d'un de ces petits polygones ou faisceaux, on le verrait se décomposer à son tour en éléments beaucoup plus petits (fig. 28, C), en granules, qui représenteront autant de fibrilles coupées trans-

versalement ; de là on dira que la cellule musculaire a une structure fibrillaire. Si l'on remplaçait cet objectif fort par un autre doué d'un pouvoir grossissant plus grand encore, on pourrait décomposer chaque fibrille en fibrilles plus petites, de sorte que chacune à son tour deviendrait un faisceau fibrillaire ; autrement dit, la structure devient texture par rapport à une structure beaucoup plus fine ; d'autre part, les fibrilles les plus ténues qui résulteraient d'une décomposition poussée toujours plus loin représenteraient dans la cellule musculaire les éléments moléculaires de la constitution physique.

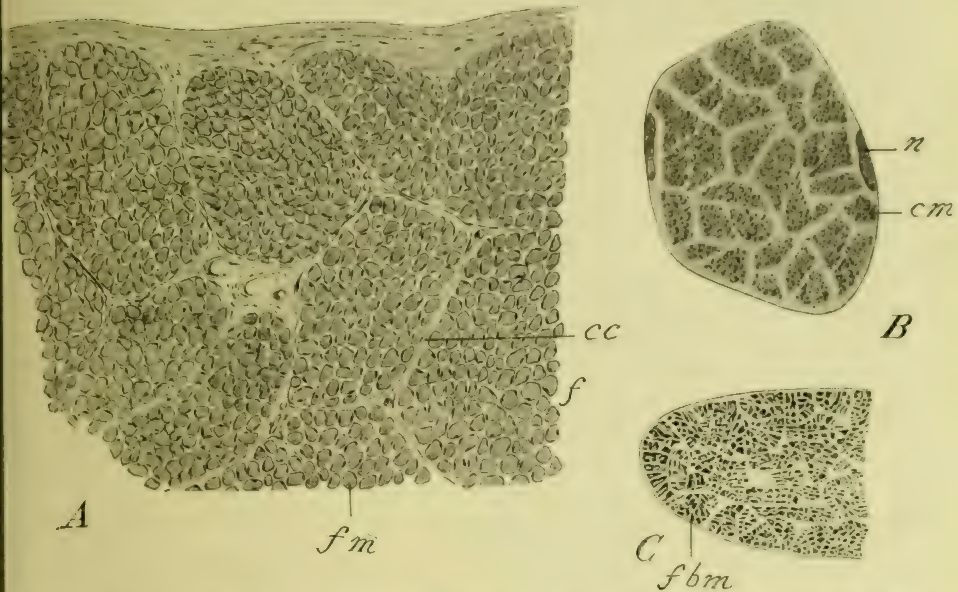


Fig. 28. — *Texture, structure microscopique fine et très fine de la substance d'un muscle*, d'après les données de Heidenhain.

A. Coupe transversale d'un muscle de Mammifère. — *f*, faisceaux musculaires. — *cc*, cloisons conjonctives qui les séparent.— *fm*, fibres musculaires dont se composent les faisceaux. × 60.
B. Coupe transversale d'une fibre musculaire d'un Mammifère. — *cm*, colonnettes musculaires. — *n*, noyaux de la fibre musculaire. × 400.
C. Coupe d'une portion de fibre musculaire, intéressant plusieurs colonnettes, dans un muscle de la chenille du *Bombyx neustria*, d'après Heidenhain. — *fbm*, fibrilles musculaires. × 2000.

Article premier. — DOCTRINES DE LA STRUCTURE HISTOLOGIQUE DU PROTOPLASME (1).

Théorie granulaire. — L'examen de la cellule vivante nous a montré le protoplasma sous la forme d'une masse granuleuse, d'une substance molle, amorphe, semée de grains plus solides tenus pour ainsi dire en suspension. C'est sous cet aspect grenu que le protoplasma est apparu aux premiers observateurs. C'est aussi sous la forme d'un agrégat de granules que les théoriciens se sont représenté tout d'abord le protoplasma.

(1) Nous employons ici le terme de protoplasme, plus général que celui de cytoplasme, parce que les doctrines dont il s'agira s'appliquent à tout protoplasma, celui du noyau tout aussi bien que celui du cytoplasme.

MAGGI et ALTMANN, en se plaçant dans certaines conditions de technique, en usant de procédés spéciaux de fixation et de coloration, constatèrent l'existence dans le protoplasma de grains très nets qu'ALTMANN nomma *granula, bioblastes* (fig. 29). Il retrouva cet aspect sur les cellules les plus diverses, généralisa l'existence des granula et fonda une *théorie granulaire* du protoplasma. Dans le protoplasma (et même dans le noyau), ALTMANN ne trouve que des *granula* séparés par de la *substance intergranulaire*. Le protoplasma de toutes les cellules offre cette constitution granulaire ; elle est donc essentielle. Le granulum se retrouve partout, comme particule ultime révélée par l'analyse histologique ; il est donc l'élément constant du protoplasma. Lui seul vit dans la cellule; il en est donc le bioblaste. Lui seul et non la cellule se divise ; la formule *omne granulum e granulo* doit remplacer l'ancienne, *omnis cellula a cellulâ*. La théorie d'ALTMANN a eu un grand succès, parce que les faits d'observation sur lesquels elle prétend s'appuyer peuvent être facilement reproduits, et ont été vérifiés par un grand nombre d'auteurs, qui pour avoir vu le fait, c'est-à-dire les grains, se sont empressés d'adopter la théorie. Malheureusement celle-ci n'est pas adéquate à l'observation. Les faits ne sont pas à mettre en discussion ; mais ils n'autorisent pas l'interprétation théorique qu'ALTMANN en a donnée, et dont plusieurs auteurs (EHRLICH, GALEOTTI, par exemple) se sont abstenus. C'est qu'en effet les granula d'ALTMANN ne sont pas des bioblastes, c'est-à-dire des unités constantes et élémentaires de la substance vivante, parce qu'ils sont inconstants dans les cellules et qu'ils sont trop volumineux pour pouvoir représenter les éléments de structure fondamentaux et irréductibles du protoplasma. Faut-il dire, pour cela, avec certains auteurs, qu'ils ne sont pas des agents, mais de simples produits de la vie cellulaire, et qu'ils ne sont que la forme banale et générale que prennent dans toute cellule les produits de l'activité protoplasmique ? C'est là une exagération en sens inverse, où il ne faut pas tomber, et

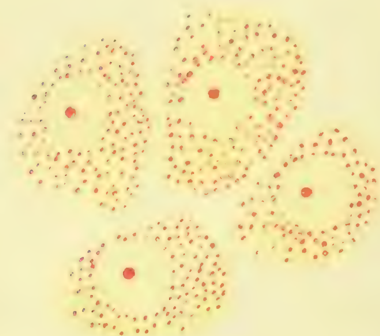


FIG. 29. — *Cellules de l'hypophyse du Chien, avec granules d'*ALTMANN. — Méthode d'ALTMANN. × 1.000.



FIG. 30. — *Cellules épithéliales de la langue de Grenouille, colorées vitalement par le rouge neutre et montrant les plasmosomes.* × 500.

qué J. Arnold a évitée, en admettant que les granula sont des éléments vivants, mais qu'ils dérivent à leur tour d'éléments plus simples et plus primitifs, qu'il a nommés des « plasmosomes ». Il met en évidence les plasmosomes en colorant les cellules vivantes ou en état de survie par des teintures telles que le rouge neutre, le bleu de méthylène, etc. (méthode de la coloration vitale) (fig. 30). Les granula représentent en quelque sorte ces éléments grossis ou agrégés, et en tout cas différenciés en vue de les former, et d'autre part fonctionnant comme producteurs des substances spéciales fabriquées par la cellule ; ils occupent ainsi entre les éléments fondamentaux du protoplasma et les produits élaborés par lui une position intermédiaire; ce sont des parcelles de substance protoplasmique individualisées pour la production, c'est-à-dire des plastides, qu'on retrouvera plus loin (p. 65).

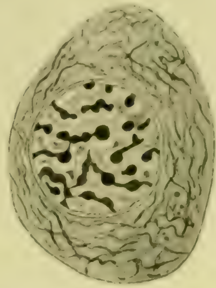


Fig. 31. — *Cellule cartilagineuse de la tête du fémur d'une larve de Salamandre*, avec structure filaire du cytoplasma.

Examen à l'état frais dans l'humeur aqueuse. Environ × 300, d'après Flemming.

Théories filaire et réticulaire. — De bonne heure on distingua (1), dans le protoplasma de certaines cellules, des stries que l'on attribua à l'existence de fibrilles isolées ou anastomosées en un réseau. On généralisa les résultats et on en fit les théories filaire ou réticulaire, selon qu'on admit que les fibrilles sont séparées les unes des autres ou réunies en un réseau (fig. 31 et 32). La substance fibrillaire, plus dense, plus réfringente, plus solide, a reçu les noms de *mitome* (*substance filaire*), de *réticulum* et de *spongioplasme*, tandis que la matière interposée, plus fluide et moins réfringente, a été désignée comme *paramitome* (*substance interfilaire*) et comme *enchylème* ou *hyaloplasme.*

Plusieurs auteurs ont apporté à cette théorie une modification, qui la rapproche quelque peu de la précédente ; ils ont vu que les filaments qui forment les fibrilles isolées ou bien les travées du réseau ne sont pas homogènes, mais ils y ont distingué des granules plus sombres et plus colorables.

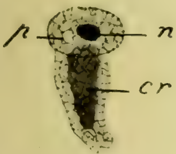


Fig. 32. — *Spermatozoïde* d'Ascaris megalocephala Cloq. avec structure réticulaire du cytoplasme.

n, noyau. — *p*, protoplasma du cytoplasme, offrant un réseau. — *cr*, corps réfringent, situé dans la partie caudale du spermatozoïde. × 1.000, d'après Carnoy.

On a fait aux théories filaire et réticulaire de graves critiques; on leur a fait entre autres le reproche insuffisamment justifié de prendre pour des formations normales de simples artefacts. La critique la plus sérieuse qu'on puisse, ce semble, leur adresser, aussi bien qu'à la théorie granulaire, est de ne faire voir que des formes secondaires des éléments fondamentaux du protoplasma ; les fibrilles et les réseaux ne sont, comme on le verra plus loin, que des parties différenciées et remplissant dans la cellule une fonction spéciale.

Théorie alvéolaire ou spumeuse. — Dans la théorie réticulaire, le réti-

(1) Frommann, Heitzmann, Leydig, Klein, Flemming, Carnoy, Heidenhain, etc.

culum est complètement à jour, puisqu'il est formé, comme une dentelle, de simples fils anastomosés ensemble et laissant entre eux des mailles qui communiquent. Il est venu à l'idée d'un certain nombre d'histologistes que les fils pouvaient n'être que la coupe optique de lames plus ou moins hautes, que par suite les communications entre les mailles devaient être étroites ou

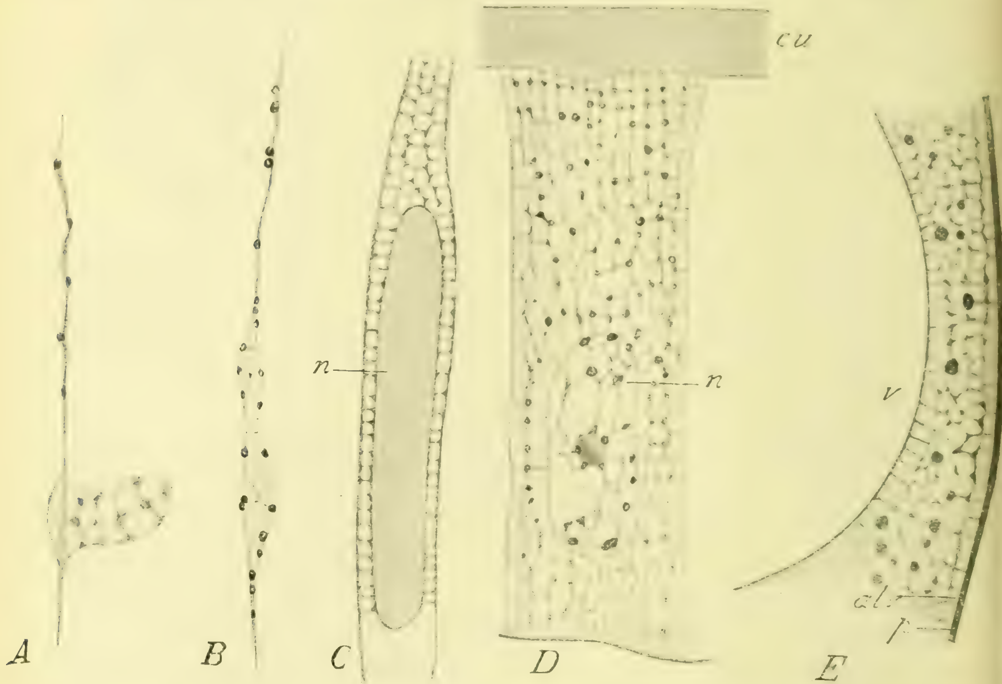


Fig. 33. — *Protoplasmas naturels avec structure alvéolaire*, d'après Bütschli.

A. Partie d'un fin pseudopode vivant de *Cornuspira*. — B. Filament plasmatique très fin d'une cellule d'un poil de *Tradescantia*, avec structure alvéolaire des parties renflées. — C. Cellule conjonctive isolée du nerf sciatique de *Rana esculenta*; *n*, noyau. — D. Cellule épidermique de *Lumbricus terrestris L.* — *cu*, cuticule; dans le noyau *n*, trame alvéolaire avec blocs chromatiques et nucléoles; dans le protoplasma il y a aussi des blocs colorés. — E. Petite Vorticelle vivante; partie du bord de l'animal dans la région de la vacuole contractile *v* (en coupe optique); *p*, pellicule; *alv.* couche alvéolaire; au-dessous le protoplasma alvéolaire; les alvéoles qui avoisinent la vacuole sont aussi disposés en une couche alvéolaire radiée.

même faire défaut. De là les théories de la structure *aréolaire* ou *sphérulaire* (Kunstler), tubulaire (Nansen), *alvéolaire* ou *spumeuse* (Bütschli). Toutes ont ceci de commun qu'elles comprennent, dans des cavités plus ou moins fermées et de forme variable, dont les parois sont faites d'une substance relativement compacte et dense, une matière qui est plus molle et plus fluide que ces parois. Bütschli a cherché à vérifier l'exactitude de cette théorie par l'observation d'une foule d'objets et surtout en tentant de l'appuyer sur des faits expérimentaux précis. Il a pu en effet, comme le montrent les planches annexées à son mémoire principal (fig. 33), observer la structure alvéolaire du protoplasma sur des Protozoaires, sur des œufs, des cellules épithéliales, des fibres nerveuses, des cellules végétales, etc. Il a réalisé en outre artificiellement la structure même du protoplasma telle qu'il la concevait et croyait la voir dans la nature; il a fait un protoplasma artificiel de structure alvéolaire. En mélan-

geant de l'huile d'olive épaissie à du carbonate de potasse ou à du chlorure de sodium de façon à former une pâte épaisse, puis portant une parcelle de cette pâte sur une goutte d'eau glycérinée, il a produit une émulsion huileuse, dont les gouttelettes examinées au microscope, à de très forts grossissements, ont une structure alvéolaire ou spumeuse de tous points semblable à celle que présentent les objets naturels (fig. 34). Enfin, dans un troisième ordre de faits, Bütschli étudie, dans un ouvrage récent qui est considérable, les parties non cellulaires de l'organisme, les axes cornés des Coraux, la carapace chitineuse de l'Ecrevisse, la substance intercellulaire des cartilages, par exemple, et les compare à des matières inorganiques, à de l'amidon, à des cristaux; dans tous les cas, il retrouve la structure alvéolaire et en prend des photographies microcospiques admirables de netteté.

Nombre d'auteurs, après avoir répété avec succès les observations et les essais de Bütschli, se sont décidés pour la théorie alvéolaire.

Cette théorie cependant, sur le terrain positif de l'observation, n'est pas

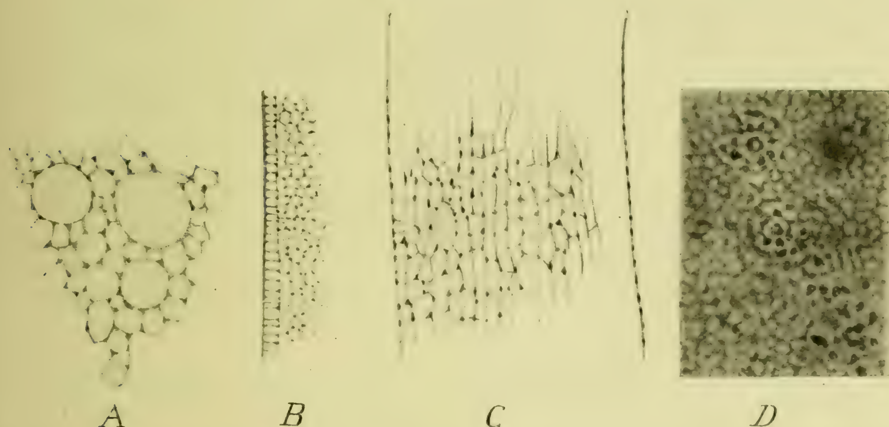


Fig. 34. — *Protoplasmas artificiels avec structure alvéolaire, et structure alvéolaire dans les corps minéraux*, d'après Bütschli.

A. Ecume d'huile d'olive et de sucre de canne. × 1.200.— B. Coupe optique de la partie périphérique d'une goutte d'écume oléagineuse, faite avec l'huile d'olive et le chlorure de sodium et offrant la couche alvéolaire. × 1.250.— C. Ecume d'huile d'olive très épaisse et de carbonate de potassium, étirée par pression du couvre-objet en cordons qui ont une structure fibrillaire-alvéolaire. — D. Solution d'acétate de plomb, étalée en couche mince sur le porte-objet, puis évaporée. × 1.300.

inattaquable et a subi plusieurs critiques fondées. Entre autres, l'examen des figures données par Bütschli (fig. 33-35) ne peut convaincre personne de la réalité d'une structure alvéolaire. Car ces figures ne montrent que des réseaux, que Bütschli admet être la coupe optique ou réelle des parois des alvéoles; or c'est précisément là ce qu'il faudrait et ce qui ne se peut prouver. La théorie alvéolaire et la théorie réticulaire ne sont donc que deux interprétations différentes d'une même image histologique.

Ce n'est pas d'ailleurs sur le terrain de l'observation que la théorie alvéolaire est réellement solide. Sa solidité lui vient précisément de ce que transportée au delà de l'observation histologique, dans le domaine purement physique, elle demeure capable d'expliquer « tout ce qui est protoplasmatique »

dans la cellule et rend compte de la façon dont le protoplasma se comporte physiquement (Rhumbler).

La structure alvéolaire ou spumeuse est celle en effet qui, au point de vue physico-mathématique, rend possible le développement maximum de la surface entre la substance de la paroi de l'écume et la masse du contenu alvéolaire. Elle fait du protoplasma un appareil osmotique d'un rendement puissant, où chaque alvéole fonctionne comme une cellule osmotique (au sens de la physique). La petitesse des alvéoles multiplie beaucoup l'étendue des surfaces entre la paroi et le contenu alvéolaires, donne par suite, dans cet appareil microscopique qui est la cellule, une valeur énorme à la tension superficielle, qu'elle introduit, dans le microcosme, à côté des énergies électrique, calorifique et autres, comme une énergie nouvelle très puissante, qui n'a presque pas de valeur et qui est presque totalement négligée dans le monde macroscopique (Ostwald, Rhumbler).

La théorie alvéolaire ou spumeuse a l'avantage de se transporter du terrain histologique au terrain physique, sans souffrir aucune modification du fait de la transplantation ; l'écume histologique, les alvéoles histologiques, en devenant écume et alvéoles physiques, n'ont besoin que d'être diminués de dimension. La théorie alvéolaire explique donc de la même façon ce que nous voyons et ce que nous ne voyons pas du protoplasma. De là sa supériorité sur toutes les autres.

Article 2. — LA RÉALITÉ DES STRUCTURES PROTOPLASMIQUES

LES DEUX SUBSTANCES FONDAMENTALES, FIGURÉE ET AMORPHE, DU PROTOPLASMA

A. Les aspects structuraux qui ont été décrits plus haut sont une réalité de l'observation. Mais cela ne veut pas dire que ce soient des images naturelles, et qu'ils ne soient pas dus à des artefacts. La question a été soulevée surtout par Fischer, qui a fait la critique des méthodes de la technique cytologique, et a prétendu que granula, réticulums, filaments et même structure alvéolaire ne sont que des produits artificiels. Il a vu en effet que ces diverses structures peuvent être obtenues avec des substances albuminoïdes variées traitées par les différents réactifs usités dans la technique histologique ; par exemple, en traitant par le sublimé une certaine matière albuminoïde, on précipite cette albumine sous la forme granulaire, et non pas sous une autre ; et ainsi de suite.

La constatation des structures protoplasmiques (grains, filaments, alvéoles) sur des cellules vivantes fait justice des critiques de Fischer. On a été même jusqu'à affirmer que ce sont les réactifs qui révèlent le plus de détails de structure, qui sont aussi les plus fidèles, et que ceux au contraire qui font voir le protoplasma homogène doivent être suspectés d'infidélité.

Mais s'il n'est pas juste de prétendre que les structures protoplasmiques sont artificielles, il y a lieu toutefois de s'étonner de leur diversité et d'en rechercher les raisons. Cette diversité tient à la variété des objets examinés et à celle des procédés d'examen. Lors donc qu'on s'abstient de toute géné-

ralisation de ces aspects, on demeure sur le terrain positif de l'observation. En généralisant chaque aspect, chaque structure, on fait une théorie de la structure du protoplasma : théorie granulaire, filaire ou alvéolaire ; et ce n'est pas la réalité des aspects observés, mais seulement la légitimité de la théorie qui les généralise que l'on doit mettre en doute. Beaucoup d'auteurs (Kölliker, Henneguy, Unna, Wilson, etc.), auxquels se joindront certainement les histologistes expérimentés et libres de toute théorie personnelle, ont pensé que la structure du protoplasma n'est pas univoque, mais qu'elle varie selon l'état physiologique de la substance vivante et la façon dont elle est intéressée par les réactifs, et qu'elle peut se montrer dans une même cellule tour à tour granulaire, fibrillaire, alvéolaire. Ce sont là autant de *structures fonctionnelles* (Schmaus et Albrecht), c'est-à-dire de structures qui, dans une cellule donnée, sont en rapport avec une certaine phase, avec une forme déterminée de l'activité cellulaire. Ce sont aussi autant de structures réactionnelles, c'est-à-dire de structures fonctionnelles traduites différemment par la réaction vis-à-vis des diverses substances employées dans la technique. Les structures histologiques sont le produit de deux facteurs : la fonction et l'état cellulaire d'une part, la réaction et le réactif cellulaire d'autre part.

B. Il n'y a pas que des différences entre les théories variées de la structure protoplasmique. Elles ont toutes un point de commun. Dans toutes, en effet, on admet l'existence d'au moins *deux substances*, dont les dispositions réciproques assurent la structure du protoplasma. Dans la conception d'Altmann, ce sont les granula et c'est la substance intergranulaire ; dans les théories filaire et réticulaire, c'est la masse filaire et la substance interfilaire, ou bien c'est le spongioplasme et l'hyaloplasme. D'une manière plus générale, toute théorie de la structure du protoplasma implique l'idée de deux parties : *une qui est figurée*, *l'autre* qui ne l'est pas, *qui est amorphe* (fig. 35). La partie figurée, celle que voit positivement l'histologiste, douée d'une forme propre, d'une consistance plus grande, d'une réfringence plus forte, d'une colorabilité plus ou moins élective, ce sont les granula, le mitome, le réticulum; la partie amorphe, qui n'est aux yeux de l'observateur que le moule ou le négatif de la précédente, sans forme propre, plus molle et semblable à un suc cellulaire, moins réfringente, moins vivement colorée par les réactifs, formant le milieu où les parties figurées sont plongées, c'est la substance intergranulaire, le paramitome, la substance inter-réticulaire ou enchylème. Le terme de « morphoplasma » (Ballowitz) désigne bien la portion figurée du protoplasma, quel que soit son aspect.

La distinction n'est d'ailleurs pas purement morphologique ; la dualité des parties élémentaires du protoplasma se maintient encore sur le terrain physiologique. En effet, deux parties étant en présence dans le protoplasma, la question s'est posée de savoir laquelle des deux est la plus importante dans les phénomènes de la vie cellulaire, laquelle même est le principe vivant, laquelle ne l'est pas ; en d'autres termes, laquelle des deux est le protoplasma. Pour la plupart des auteurs, c'est la partie figurée qui est vivante ; pour Altmann, ce sont les granula ou bioblastes ; pour Flemming, Heidenhain, c'est le mitome ; pour Carnoy, c'est le réticulum. Au contraire, Brücke, Brass, Leydig ont soutenu que c'est l'hyaloplasma ou enchylème

amorphe, contenu dans les mailles du spongioplasme ou réticulum, qui est la partie vivante.

Chacune des deux manières de voir a pour elle ses arguments.

L'observation sur le vivant a montré à certains auteurs la contraction du réticulum, d'où la conclusion que c'est bien en lui et non pas dans l'hyaloplasme inclus dans ses mailles que réside la vie. Mais, d'autre part, le fait que la charpente figurée du protoplasma est formée d'une albumine plus résistante aux réactifs, plus solide et plus fixe (fig. 35), est peu favorable à l'opinion qui donne la vie au réticulum. Un troisième fait peut, par contre, être considéré comme une grave difficulté pour la théorie de l'enchylème vivant. C'est que c'est dans les mailles du réticulum, au niveau de l'enchylème, que se déposent toujours les produits variés dus à l'activité du protoplasma. L'enchylème paraît donc coïncider avec le plasma secondaire, avec le produit inerte.

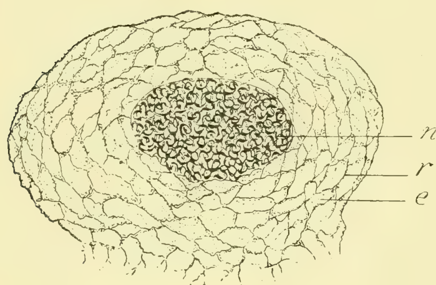


Fig. 35.— *Cellule du testicule de Cloporte* (Oniscus sp.), *pour la distinction du réticulum et de l'enchylème.*

Macération pendant quarante-huit heures dans un liquide digestif artificiel. Le réticulum *r* a persisté ; l'enchylème *e* a presque disparu, et il n'en reste que quelques granules blottis contre les trabécules du réticulum. — *n*, noyau avec filament nucléinien pelotonné. × 400, d'après Carnoy.

Cette question perd beaucoup de son intérêt dès lors qu'on admet qu'il n'y a pas dans le protoplasma à opposer une substance vivante à une substance inerte, mais qu'il existe seulement des substances douées d'une vie plus ou moins active. Elle cesse de se poser si l'on ne s'attache pas exclusivement à une théorie de la structure cellulaire, et si l'on admet, comme nous l'avons fait, que les diverses structures du protoplasma n'ont rien de fixe et se transforment l'une dans l'autre selon les états fonctionnels de la cellule.

Article 3. — PROTOPLASMAS VARIÉS, FONCTIONNELS ET SPÉCIFIQUES

A. **Protoplasmas fonctionnels : Protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme).** — On vient de voir qu'une quelconque des descriptions de la structure protoplasmique ne peut s'appliquer à une cellule considérée à divers moments de son existence et de son activité fonctionnelle. Si l'on imagine une cellule parcourant plusieurs stades fonctionnels, son protoplasma, à supposer qu'il présente à l'état statique la structure alvéolaire et que cette structure soit le point de départ de l'évolution cellulaire, pourra se présenter tour à tour sous l'aspect filaire ou réticulaire, granulaire. On disposera donc d'un jeu de structures fonctionnelles qu'on pourra rapporter aux divers états fonctionnels par lesquels passe la cellule. Il ne faudrait pas croire cependant que ce jeu soit suffisant et réponde à tous les besoins de la description. Qu'on mette en série les trois structures principales qui ont

été admises, on verra quelles lacunes restent entre elles et que d'états inter-intermédiaires il faudrait pour combler les vides.

Ces intermédiaires, on est bien loin de les posséder tous et de réaliser ainsi une série continue d'états fonctionnels du protoplasma, pour une cellule donnée. Mais il est nécessaire de savoir dès à présent que chaque fait descriptif doit avoir une place marquée dans la série fonctionnelle des états cellulaires. Il est bien évident en effet que quand, dans une cellule dont le protoplasma a une structure filamenteuse, les filaments qui étaient homogènes se montrent grenus, la structure fonctionnelle n'est plus la même qu'au début; lorsque, dans ces filaments, les grains qui n'avaient d'abord qu'une affinité faible pour les matières colorantes s'en montrent au contraire très avides, c'est encore à une nouvelle structure fonctionnelle que l'on a affaire. Comme, dans l'état précaire de nos connaissances, il faut à chaque fait nouveau une étiquette au moins provisoire, on ne s'étonnera pas qu'il y ait beaucoup de variétés fonctionnelles du protoplasma désignées par des noms différents mais non encore exactement classées.

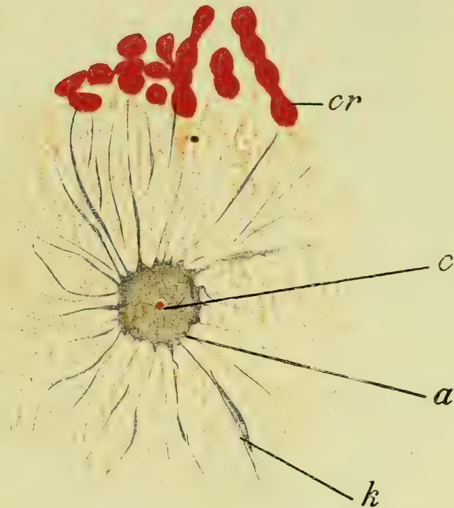


Fig. 36.— *Figure de division d'une cellule testiculaire de* Scolopendra cingulata, vue un peu obliquement par un de ses pôles. La figure montre le corpuscule central *c*, situé au centre d'une plaque de protoplasma plus sombre ou archoplasma *a*. De l'archoplasma partent des fibres épaisses *k*, fibres kinoplasmiques, ordonnées radiairement en un aster; quelques-unes de ces fibres vont s'attacher aux chromosomes *cr*. × 1.500.

Parmi ces variétés fonctionnelles, il en est une qui a une importance considérable, et dont l'exemple s'impose.

La distinction dans un protoplasma alvéolaire, filaire ou réticulaire, d'une partie amorphe et d'une partie figurée n'est pas le dernier mot de l'analyse histologique. Toutes les travées du spongioplasme, toutes les fibres du mitome ne sont pas en effet semblables. Dans nombre de circonstances, certaines d'entre elles prennent des caractères particuliers qui les différencient nettement du reste; devenues plus épaisses et plus réfringentes, elles affectent ainsi une disposition spéciale; enfin, elles se comportent d'une façon plus ou moins élective avec certains procédés de coloration.

Voici par exemple une figure de division d'une cellule testiculaire de la Scolopendre, cette figure étant vue par l'un de ses pôles. On constate que les fibres du protoplasma, plus puissantes ici que partout ailleurs dans la cellule et du reste colorées électivement en bleu violacé par le procédé employé, sont ordonnées radiairement à partir d'un corpuscule appelé « corpuscule central » et divergent comme les rayons d'une étoile, d'où le nom « d'aster » donné à la figure ainsi produite et à l'ensemble de ces fibres (fig. 36). Stras-

BURGER a donné le nom de *kinoplasma* à la substance particulière qui compose ces fibres, en l'opposant à celui de *trophoplasma* par lequel il a désigné la matière de la charpente cellulaire ordinaire. Par kinoplasma, il entend une substance plus particulièrement contractile et jouant un rôle actif dans les mouvements dont la cellule est le théâtre, notamment lors de la division cellulaire ; par trophoplasma il désigne la substance simplement nutritive de la cellule.



Fig. 37. — *Cellules de la glande sous-maxillaire de l'Homme.* — *n*, noyau. — *erg*, ergastoplasme. × 500. D'après Ch. Garnier.

Dans ces autres cellules (fig. 37), empruntées à la glande sous-maxillaire de l'Homme, nous voyons la zone basale de l'élément en partie occupée par des filaments (« filaments basaux ») un peu tortueux, plus épais que ceux qui forment la trame ordinaire du corps cellulaire, et d'ailleurs colorés d'une façon tout à fait dictincte. De même dans cet ovocyte d'une Étoile de mer (*Asterina gibbosa*), le corps cellulaire est abondamment pourvu de filaments fortement colorables, surtout serrés au voisinage du noyau (fig. 38). On a donné (Garnier, P. et M. Bouin) le nom d'*ergastoplasma* (1) à la matière dont sont faites ces fibres basales et ces filaments, parce qu'on les trouve dans les cellules sécrétoires, celles qui élaborent un produit quelconque, et qu'elles ne s'y trouvent qu'au moment où se fait la préparation de ce produit.

Dans certains éléments glandulaires, comme, par exemple, ceux qui composent la plupart des éléments rénaux (fig. 39), on trouve que la partie basale des cellules est décomposée en bâtonnets parallèles, décrits surtout par R. Heidenhain d'abord, par H. Martin, Théohari et par beaucoup d'autres ensuite ; on peut aussi apparenter ces bâtonnets aux filaments ergastoplasmiques. D'autre part, Benda a décrit, dans un grand nombre d'éléments cellulaires, des grains que leur colorabilité spécifique permet de dis-

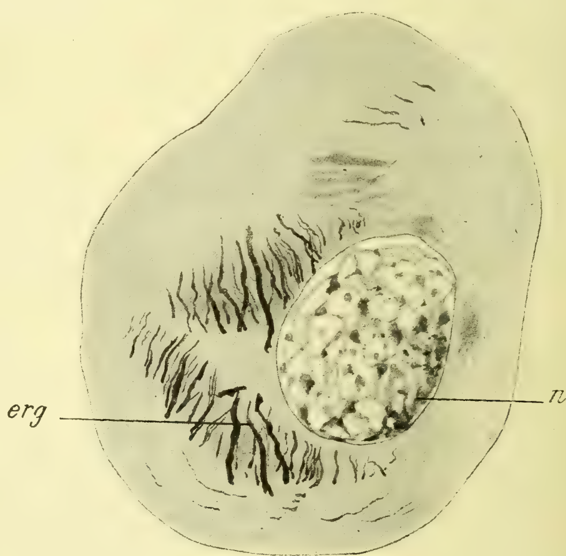


Fig. 38. — *Ovocyte* d'Asterina gibbosa Forb. *n*, noyau. — *erg*, ergastoplasma. × 500. D'après M. et P. Bouin.

(1) De εργαχομαι, travailler en élaborant.

tinguer des cytomicrosomes ordinaires et qu'il appelle « mitochondres », c'est-à-dire grains de filaments, parce qu'il a vu ces grains se disposer en file pour donner naissance à des « chondromites », ou filaments formés de grains. La valeur exacte de la substance qui constitue les mitochondres et les chondromites n'est pas déterminée; mais il n'est pas douteux qu'elle ne soit très voisine de celle qui forme le kinoplasme et l'ergastoplasme.

Enfin, Heidenhain et Van der Stricht ont désigné sous le nom de « pseudochromosomes » des corps en forme de bâtonnets rectilignes ou flexueux, qui se différencient dans des cellules épithéliales et dans des ovocytes à certains moments de leur existence. Ces corps, apparentés ou même identiques aux filaments ergastoplasmiques, ont été nommés par Heidenhain des pseudochromosomes, parce qu'ils simulent, tant par leur forme que par leur colorabilité, les corps appelés chromosomes qui s'individualisent dans le noyau d'une cellule en division.

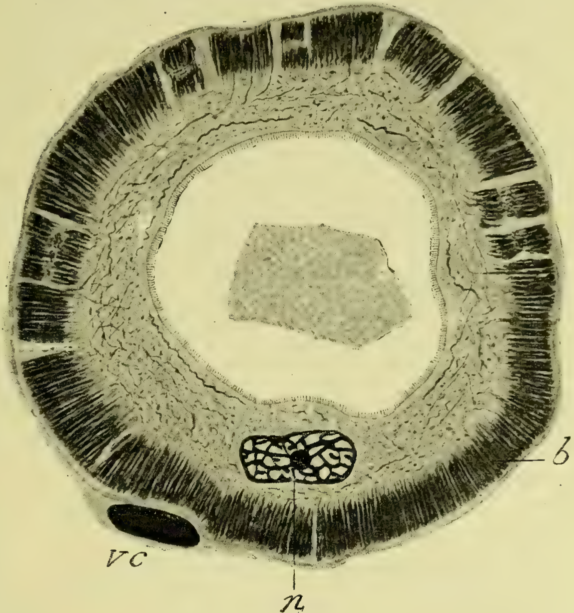


Fig. 39. — *Tube à bâtonnets (sécrétoire) de la néphridie (organe rénal) d'un Ver de terre* (Lumbricus herculeus Sav.).

n, noyau. — *b*, bâtonnets. — *vc*, vaisseau capillaire sanguin. Préparation et dessin de St. Maziarski.

On connaît depuis longtemps, sous les noms de *Nebenkerne* (*noyaux accessoires*), *Nebenkörper* (*corps accessoires*), des formations dont la signification est restée longtemps énigmatique, et dont la place naturelle paraît être à côté de celles dont il vient d'être question ; elles en sont seulement une modalité assez particulière et correspondent à une phase spéciale de leur évolution.

La Valette Saint-George et Nussbaum ont les premiers signalé le *Nebenkern* ou *Nebenkörper*, le premier dans les éléments séminaux, le second dans les cellules glandulaires. Cette formation a été retrouvée et étudiée depuis par un grand nombre d'auteurs, dans les cellules séminales par Platner, Hermann, Meves, etc., dans les cellules glandulaires par Ogata, Eberth et Mueller, etc. D'autre part, il existe dans les œufs d'un grand nombre d'animaux, sinon de tous, un corps, le *Dotterkern* ou noyau vitellin, que Balbiani a surtout étudié chez les Araignées et les Myriapodes, et qui est l'équivalent du *Nebenkern* des cellules séminales. Voici des spécimens de ces diverses formations (fig. 40, 41, 42) dans un élément glandulaire, dans une cellule sémi-

nale et dans un œuf. A l'inspection de ces trois figures, on voit que les corps dont il s'agit diffèrent passablement dans les trois exemples choisis ; et si nous pouvions passer en revue à cet égard un grand nombre de cellules sexuelles ou glandulaires et, de plus, les suivre pendant un certain temps dans les phases successives de leur évolution, nous verrions que ces formations offrent une grande diversité, et nous pourrions conclure que sous un même vocable on a décrit des choses différentes, ou tout au moins des phases différentes d'une seule et même formation. D'ailleurs, nous ne sommes pas en possession de tous les éléments nécessaires qui concourent à la constitution du noyau accessoire et du noyau vitellin, et pour en avoir une notion complète, il faudra se reporter au chapitre IV et surtout au livre X. Dès à présent, nous pouvons indiquer (et c'est ce qui légitimait et nécessitait même la mention de ces formations à cet endroit) que *Nebenkern* et *Dotterkern* renferment dans leur constitution une substance voisine de celle de l'ergastoplasme et des mitochondres. L'un et l'autre ne sont qu'une forme particulière, secondaire et souvent dégénérée de cette substance ; sous leur état le plus caractéristique, ils en représentent une sorte de résidu.

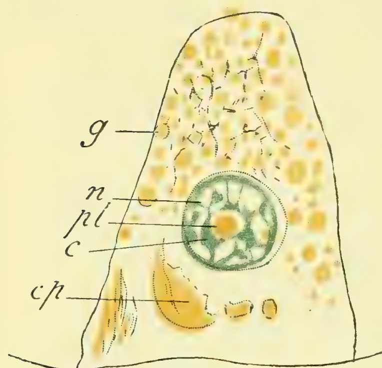


Fig. 40. — *Cellule glandulaire du pancréas de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur).

n, noyau. — *c*, caryosomes. — *pl*, plasmosomes. — *cp*, corpuscule paranucléaire ou *Nebenkörper*. — *g*, grains de sécrétion. × 500.

Dans les divers exemples qui précèdent, dans la cellule en division, comme dans celle qui est en travail glandulaire, dans les cellules séminales comme dans les œufs, en général dans toutes les cellules à kinoplasme, à ergastoplasme et à chondromites, à Nebenkern et à noyau vitellin, s'est différenciée une substance distincte du protoplasma figuré ordinaire, dont il faudra chercher et définir le représentant et l'équivalent dans toutes les cellules où elle n'est pas encore connue. On est ainsi conduit à admettre dans tous les éléments cellulaires l'existence d'une substance protoplasmique différenciée du protoplasme ordinaire. On pourra qualifier cette substance de « protoplasma supérieur » (Prenant), parce qu'elle apparaît le mieux et qu'elle est le plus connue dans les circonstances où l'activité de la cellule est exaltée (cellules en division, cellules glandulaires en voie d'élaboration) et où le protoplasma prend une qualité véritablement supérieure. De ce que le protoplasma supérieur résulte d'une

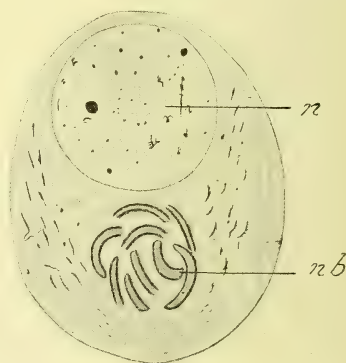


Fig. 41. — *Cellule séminale (spermatocyte) du testicule de l'Escargot* (Helix pomatia L.).

n, noyau. — *nb*, Nebenkern. × 500. D'après Ancel.

différenciation du protoplasme ordinaire, il ne faudrait pas tracer entre l'un et l'autre une ligne de démarcation tranchée, en faire une espèce à part et un organe distinct dans la cellule. Il y a naturellement autant de protoplasmas supérieurs distincts par la forme qu'ils prennent et par leurs autres caractères, qu'il y a de cellules différentes ; le kinoplasme et l'ergastoplasme n'en sont que les deux principales espèces. On exigera du protoplasma supérieur les caractères généraux suivants. Il doit être formé d'une substance spécialement chromatique, mais autrement chromatique que la chromatine du noyau (cytochromatine) ; il sera figuré, et représenté par des corps de forme variée, des cytosomes (« pseudo-chromosomes » de HEIDENHAIN, pour les distinguer des chromosomes du noyau) ; il jouera un rôle prépondérant dans les divers actes de la vie cellulaire, par exemple dans la division des cellules et dans l'élaboration de divers produits ; sa destinée sera enfin de disparaître, ce rôle accompli, laissant souvent comme résidu des corps variés (*Nebenkerne*, « plasmosomes », « parasomes »).

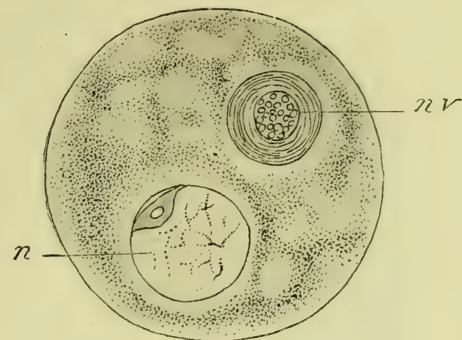


FIG. 42. — *Œuf ovarien d'un Myriapode* (Geophilus longicornis) *montrant le noyau vitellin.*
n, noyau. — *nv*, noyau vitellin. D'après BALBIANI.

La différenciation fonctionnelle du protoplasma peut prendre encore une tout autre forme que celle de protoplasma ordinaire et de protoplasma supérieur, dont il vient d'être question.

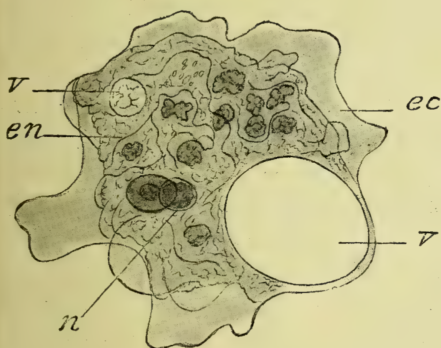


FIG. 43. — *Amœba terricola* GREEFF.
n, noyau. — *ec*, ectoplasme avec prolongements pseudopodiques. — *en*, endoplasme rempli de parcelles alimentaires et excrémentitielles. — *v*, vacuoles pulsatiles. D'après VOGT et YUNG. × 150 environ.

Dans un grand nombre de cellules, le corps protoplasmique présente deux zones topographiquement différentes, l'une extérieure, dite *ectoplasme*, l'autre intérieure ou *endoplasme*. Ces deux zones se distinguent par leur aspect, et par conséquent par leur structure, et elles remplissent des fonctions jusqu'à un certain point différentes. Elles sont donc formées de deux protoplasmas fonctionnels distincts.

Beaucoup de cellules des tissus des Métazoaires offrent la différenciation structurale et fonctionnelle en question. Mais c'est chez les Protozoaires qu'elle est le plus nettement exprimée. Là, l'ectoplasme, ou « ectosarc », clair, d'apparence homogène, forme une couche corticale de l'animal ; l'endoplasme ou « endosarc », sombre, chargé de granules et de dépôts de toute sorte, constitue la masse principale du corps (fig. 43 et 44). C'est la zone ectoplasmique qui remplit

plus particulièrement les fonctions de sensibilité et de motilité, tandis que les phénomènes de nutrition s'accomplissent surtout dans la partie centrale, endoplasmique, de la cellule.

On a beaucoup discuté sur la question de savoir si ces deux parties sont absolument distinctes l'une de l'autre, ou si elles passent insensiblement de l'une à l'autre par des zones de transition. L'intérêt n'est pas de savoir s'il y a ou non transformation de l'un dans l'autre protoplasma, mais bien de constater qu'il y a chez tout Protozoaire, Amibe, Infusoire ou autre, une différenciation du protoplasma qui est constante, caractéristique de la cellule-protozoaire, véritablement spécifique. D'ailleurs, d'une façon générale, toute masse protoplasmique libre se partage en deux parties, bien entendu mal délimitées : l'une intérieure, douée d'une cohésion moindre et dans laquelle peuvent se creuser des vacuoles et s'accumuler des enclaves de toute sorte ; l'autre extérieure, très compacte et presque homogène, affecte la forme d'une couche membraneuse superficielle et représente un ectoplasme.

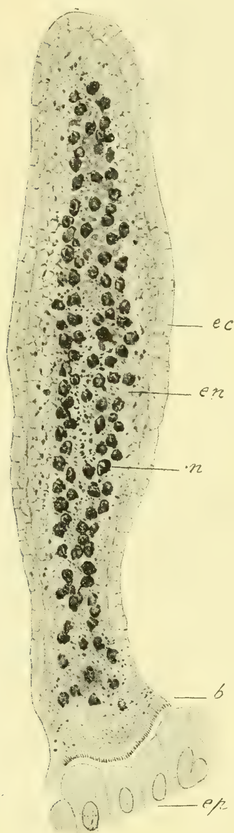


Fig. 44. — Myxidium Lieberkühnii (*Myxosporodie de la vessie du Brochet*).

n, nombreux noyaux. — *ec*, ectoplasme. — *en*, endoplasme. — *b*, bordure en brosse qui termine l'extrémité fixée de l'animal. — *ep*, cellules épithéliales de la vessie du Brochet sur lesquelles le parasite est fixé. × 250.

B. **Protoplasmas spécifiques.** — En outre des variétés fonctionnelles de protoplasma, il y a des variétés spécifiques, c'est-à-dire qui ne se rencontrent que dans certaines espèces de cellules qu'elles caractérisent bien. On ne veut pas dire qu'elles ne puissent avoir elles aussi une signification fonctionnelle ; il ne saurait même en être autrement, et les protoplasmas spécifiques sont plus que tout autre un produit de la fonction. Il faut entendre que cette fonction, dont un protoplasma spécifique est le substratum, est limitée à une espèce cellulaire donnée.

Les cellules vibratiles sont caractérisées (voir fig. 173) par la présence, à leur surface libre, de petits prolongements appelés cils vibratiles, animés d'un mouvement particulier dit vibratile. Ces cils, qu'on retrouvera plus tard à titre d'organes spéciaux de la cellule, sont formés d'un filament de protoplasma particulier, homogène, bien différent de celui qui constitue le corps de la cellule par son aspect et surtout par ses propriétés physiologiques. C'est un protoplasma spécifique.

On doit ranger aussi dans la catégorie des protoplasmas spécifiques, n'appartenant qu'à des espèces cellulaires bien caractérisées, la substance des fibrilles musculaires dans les cellules musculaires, celle des fibrilles nerveuses dans les cellules nerveuses, et tant d'autres substances très particulières qui dérivent du protoplasma ordinaire par une différenciation étroitement liée à une fonction cellulaire déterminée.

Article 4. — LE DEUTOPLASMA OU PARAPLASMA.

LES PLASTIDES, LES ENCLAVES ET LES CORPS ÉTRANGERS

A. **Le deutoplasma en général.** — Le corps cellulaire ou corps protoplasmique de la cellule n'est le plus souvent pas, n'est même jamais du protoplasma pur. Il contient toujours, en abondance variable, les produits de l'activité cellulaire, qui sont venus se déposer à côté du protoplasma : produits dont l'ensemble, désigné d'un nom univoque, est le *formed material* de Beale, par opposition à la *germinal matter*, le *paraplasma* de Kupffer, le *deutoplasma* de van Beneden. Ces produits, de l'amidon, de la graisse, par exemple, ne naissent pas d'emblée sous leur forme chimique parfaite, mais sont le résultat d'une lente élaboration et doivent traverser plusieurs stades avant de s'arrêter à l'état *définitif*. C'est sous l'influence encore obscure du protoplasma supérieur, né lui-même d'une différenciation du protoplasma ordinaire, que ces produits prennent naissance.

A ce moment ils font partie de la structure même du protoplasma, et, pour préciser les idées, en les trouvera par exemple sous la forme de fines granulations dans l'épaisseur même des travées cytoplasmiques. Puis, sitôt formés, ils grossissent et deviennent de plus en plus extérieurs à la constitution du corps cellulaire ; autour d'eux du liquide se répand, creusant ainsi une « vacuole de sécrétion », où ils sont désormais contenus, et qui figure une maille de la charpente cytoplasmique ; dès lors ils n'appartiennent plus à la structure de la cellule, mais à sa texture, c'est-à-dire à sa structure grossière, où ils représentent ce qu'on appelle les *enclaves* ou « inclusions ». En même temps que les produits deutoplasmiques s'accroissaient, s'isolaient du reste de la matière vivante, prenaient la forme d'enclaves, ils franchissaient les étapes successives qui séparent, au point de vue chimique, la matière vivante de la substance définitive, amylacée ou graisseuse. Les enclaves ne sont en effet pas des corps étrangers dans la cellule, comme on se les représente encore classiquement, mais seulement des parties de la cellule qui font moins nécessairement partie que les autres de la constitution. Autrement dit, on ne doit pas admettre de distinction tranchée entre la matière vivante et le produit de cette matière, entre le protoplasma et le paraplasma. En fait, les enclaves passent par toutes sortes de conditions chimiques qui les amènent de l'état d'organisation à celui d'inorganisation. C'est cette évolution qui explique pourquoi, malgré les très grandes différences physico-chimiques qui séparent les enclaves les unes des autres, elles peuvent et même doivent avoir toutes un point de départ commun, descendre d'une forme originelle commune, qui sera cette partie individualisée de substance vivante que nous avons appelée *plastide*.

Les termes de plastide et de produit, qui représentent le premier un commencement et le second la fin d'une création, ne doivent pas être pris étymologiquement et opposés comme tels l'un à l'autre ; la plastide ne crée pas le produit, mais se modifie pour le devenir ; *il n'y a pas dans la cellule de dualisme, de distinction d'une matière vivante, créatrice, et d'une matière*

inerte, créée ; il n'y a que des substances qui se transforment; la transformation en a imposé pour une création.

Enrichi de ces enclaves deutoplasmiques, le protoplasma devient, comme nous l'avons nommé déjà, le *plasma cellulaire.* On comprend que la présence dans le corps cellulaire d'enclaves variées déterminera des modifications profondes dans l'arrangement du protoplasma, dans la texture du corps protoplasmique, et que le protoplasma prendra des aspects variables selon la nature, la taille et le nombre des produits qui se sont formés et sont demeurés dans son intérieur.

Aux corps cellulaires profondément modifiés par des matériaux deutoplasmiques de toute nature, on opposera ceux qui, primitifs et à peu près vierges de tout produit fabriqué, offrent le protoplasma presque à l'état de pureté. Tels sont les corps cellulaires des éléments peu ou point différenciés, des cellules embryonnaires, par opposition à ceux des éléments des tissus adultes. C'est aux premiers qu'il faudra s'adresser pour connaître le protoplasma pur. Qu'on examine une Amibe très jeune, telle que celle qui résulte de la transformation amiboïde d'une zoospore de Myxomycète, telle qu'une « myxamibe », on trouvera un corps cellulaire formé d'une substance demi-transparente, ductile, contractile, homogène ou finement grenue ; cette substance est le sarcode de DUJARDIN, le protoplasma de SCHULTZE. Qu'on s'adresse à des leucocytes ou amibocytes jeunes, tout récemment formés, leur matière constitutive offrira encore le même aspect et méritera encore le nom de protoplasma que KŒLLIKER et REMAK lui ont donné. Une cellule végétale jeune, une cellule de cette région, dite « cône végétatif », par laquelle la plante se termine et s'accroît, montrera les mêmes caractères que précédemment dans son corps protoplasmique, dont la substance était le « mucus végétal » de SCHLEIDEN, le protoplasma de MOHL. Dans une cellule de l'ébauche embryonnaire d'un animal, ce sont les mêmes propriétés que l'on retrouve dans le protoplasma et que PURKINJE et BISCHOFF ont jadis constatées. Partout donc la même substance dans les cellules jeunes, non différenciées ; partout quelque chose d'essentiel, de constant et de fixe.

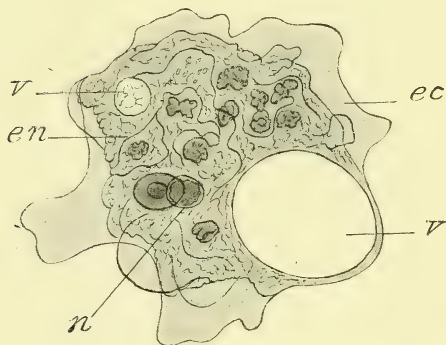


FIG. 45. — *Amœba terricola* GREEFF.
n, noyau. — *ec*, ectoplasme. — *en*, endoplasme. — *v*, vacuoles pulsatiles. × 150 environ. D'après VOGT et JUNG.

Mais que ces cellules évoluent, qu'elles se différencient en devenant adultes, et leur substance aura complètement changé d'aspect.

Chez l'Amibe et en général chez tout Protozoaire développé, le corps protoplasmique apparaît différencié en deux parties (fig. 45), que nous connaissons déjà. L'une extérieure, l'ectoplasma, est claire, hyaline, vide de tout produit, de tout dépôt ; elle a conservé les caractères primitifs. L'autre partie, l'endoplasma, intérieure et enveloppée par la précédente, est sombre,

trouble, remplie de toutes sortes de produits et de dépôts ; elle est donc considérablement modifiée et surchargée comparativement au protoplasma primitif. Les inclusions nombreuses et variées que contient l'endoplasme des Protozoaires sont par exemple : des « vacuoles alimentaires » ; des « vacuoles fécales », les unes et les autres ne différant que par l'état de digestion plus ou moins avancé des aliments ; des « grains d'assimilation » (grains d'amidon, de paramylon, gouttelettes d'huile) ; des « grains d'excrétion », ou « granules biréfringents » de structure cristalline (xanthine, guanine, acide urique, phosphate de chaux), destinés à être rejetés; des « pigments », c'est-à-dire des particules colorantes de diverse nature, etc.

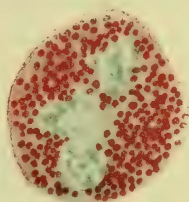


Fig. 46. — *Leucocyte acidophile (éosinophile) du sang de l'Homme.*

Noyau polymorphe (de forme irrégulière), en vert; grains acidophiles, en rose. × 500.

Au lieu d'un leucocyte très jeune, observons l'élément adulte, en train de circuler dans le sang ou de cheminer dans les tissus, nous verrons que son corps cellulaire n'est plus homogène ou fine-

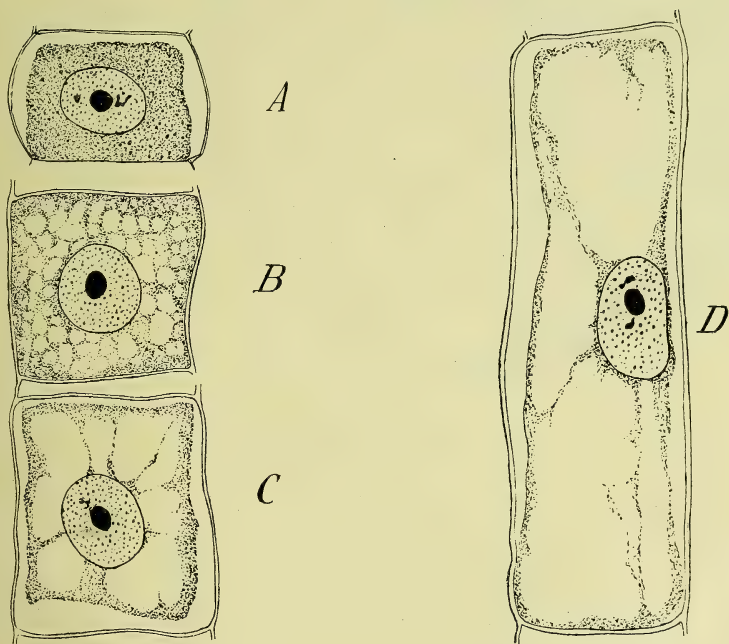


Fig. 47. — *Cellules prises dans une coupe longitudinale de l'extrémité de la racine d'*Allium cepa.

Racine longue de 2 centimètres. Les cellules appartiennent à une même file cellulaire. — A, cellule prise dans la région du cône végétatif, avec protoplasma compact. — D, cellule prise dans un point de la racine très éloigné du point végétatif, avec utricule primordial. — B, C, stades intermédiaires, où le protoplasma se creuse de vacuoles, d'abord petites et nombreuses en B, puis confluant en C en quelques vacuoles plus grandes. × 500.

ment granuleux comme il le paraissait dans le leucocyte jeune ; le corps cellulaire est à présent bourré de grains volumineux. Si, au lieu de l'élément vivant, nous examinons l'élément mort, fixé et coloré par les réactifs, nous reconnaîtrons que les grains sont devenus électivement colorables par les substances acides d'aniline, telles que la fuchsine acide ou l'éosine,

et peuvent être pour cette raison nommés grains « acidophiles », « fuchsinophiles », « éosinophiles » (fig. 46). On verra de plus que ces grains sont contenus dans les mailles d'un réseau protoplasmique délicat, et qu'ils occupent, par rapport au protoplasma, la même situation interstitielle que les vacuoles de l'endoplasme des Protozoaires.

Pratiquons sur l'extrémité végétative de la racine ou de la tige d'une plante une coupe longitudinale, assez étendue pour intéresser à la fois le cône et le point végétatif mêmes et une région assez éloignée de ce point ; puis comparons les cellules toutes jeunes du cône végétatif aux cellules déjà vieilles de la seconde région (fig. 47). Nous verrons que, dans ces dernières, le corps protoplasmique n'est plus homogène et compact, mais qu'il s'est creusé de cavités remplies par un « suc cellulaire ». La substance protoplasmique, refoulée par le suc cellulaire, a pris la forme de travées, qui limitent les cavités, et d'une sorte de membrane périphérique, dite « utricule primordial », qui entoure le tout. Entre les premières et les autres, nous trouverons tous les états intermédiaires.



Fig. 48. — *Œuf d'un Turbellarié, le* Thysanoon Brocchi Oerst, en division, d'après une préparation de Van der Stricht.

Vue polaire de l'un des asters, au stade de la plaque équatoriale. Le centre de l'aster est occupé par un cercle foncé, qui est le corpuscule central ou corpuscule polaire, et qui renferme lui-même un petit grain plus sombre. Les rayons de l'aster, formés par du kinoplasma, se continuent avec de fins tractus qui forment dans tout le vitellus de l'œuf un réseau délicat à larges mailles. Ces mailles sont occupées par des boules ou plaquettes vitellines peu colorées et vers la périphérie de l'œuf par des boules colorées safranophiles, qui sont, les unes et les autres, des enclaves de l'œuf.

Au lieu enfin de la cellule animale non encore différenciée d'un embryon jeune, examinons une cellule différenciée de l'animal adulte, un œuf par exemple (fig. 48), qui doit contenir les matériaux nutritifs destinés aux premiers besoins de l'alimentation de l'embryon, ou encore une cellule graisseuse dont le contenu devra servir de réserve nutritive pour l'être adulte. Nous verrons que le corps cellulaire de cet œuf, corps qu'on nomme « vitellus », est bourré d'enclaves, dites « boules, plaquettes vitellines », et que

ces boules sont logées dans les mailles d'un réseau protoplasmique, où elles se sont déposées tout en se formant.

Dans toutes ces cellules différenciées et adultes, il y a, en plus que dans les cellules indifférentes et jeunes, les enclaves, les produits deutoplasmiques ou paraplasmiques, de l'activité du protoplasma, caractéristiques de chacune des cellules différenciées. Ce serait cependant une erreur de croire qu'il y a entre les cellules indifférentes et jeunes et les cellules différenciées et adultes une distinction nette à établir, et que les premières manquent des enclaves que les autres possèdent. En réalité, dans la plus jeune et la moins différenciée des cellules de l'organisme, on trouve le protoplasma déjà mélangé aux produits de son activité, peu abondants et peu caractérisés encore il est vrai ; car la vie n'est pas compatible avec l'inactivité du protoplasma.

B. **Plastes, enclaves et corps étrangers.** — Le nombre des enclaves, c'est-à-dire, au sens le plus général de ce mot, le nombre des corps inclus dans la masse du cytoplasme est immense. Aussi faut-il renoncer à les classer. On peut seulement, en se plaçant à des points de vue successivement différents, les répartir en divers groupes. Sous le point de vue de la constitution physique, on distinguera d'abord des enclaves cristallines et d'autres qui ne le sont pas. Suivant leur nature chimique, on les divisera en corps azotés, hydrocarbonés, gras, etc. Certaines enclaves n'existent que temporairement ou se reproduisent périodiquement dans la cellule, comme la graisse, les ferments des cellules glandulaires ; d'autres, au contraire, comme certains pigments, paraissent permanentes. Les unes sont banales, très répandues dans les éléments cellulaires ; les autres, spéciales, ne se rencontrent que dans certaines espèces de cellules, qu'elles caractérisent. Les enclaves ne sont souvent que le premier stade de formations mieux définies, qui plus tard se produisent à leurs dépens ; on pourra distinguer ces formes préparatoires d'enclaves (les plastes ou plastides) des enclaves définitives elles-mêmes. Enfin, les enclaves contenues dans la cellule peuvent se diviser en deux grandes catégories, suivant qu'elles ont été fabriquées par la cellule elle-même (aux dépens, bien entendu, des matériaux empruntés en dernière analyse au milieu ambiant), ou qu'elles sont des corps étrangers venus directement du dehors et qui ont pénétré dans le corps cellulaire ; les premières seules sont de véritables enclaves.

Nous examinerons successivement les plastes ou plastides, les enclaves proprement dites et les corps étrangers de la cellule.

a) *Plastes.* — Par *plastes* ou plastides, il faut entendre des parcelles isolées de matière vivante, individualisées en ce sens qu'elles ont dans la cellule une destinée spéciale ; isolées comme elles le sont, elles figurent dans le corps cellulaire des espèces d'enclaves, mais ne deviendront de vraies enclaves qu'après une série de transformations. Les plastes, qui d'après cela mériteraient de prendre rang parmi les formes diverses du protoplasma fonctionnel, sont donc formateurs d'enclaves, ou mieux ce sont les substratums, les formes premières des diverses enclaves.

De même que, dans le développement embryonnaire, les embryons des espèces diverses se ressemblent d'autant plus qu'ils sont moins avancés en développement, si bien qu'à l'origine une même forme embryonnaire pourrait servir de point de départ au développement d'espèces très différentes,

de même on comprend que les enclaves, qui diffèrent beaucoup entre elles chimiquement, commencent par des plastides semblables.

On n'a pas encore trouvé la forme unique de plaste qui, d'après la théorie, doit exister comme type originel commun de toutes les enclaves ; mais tous les plastes ont néanmoins pour caractère commun d'être représentés par des corps bien délimités, présentant nettement les réactions des substances albuminoïdes. Si la forme souche des plastes fait encore défaut, du moins le nombre des plastides est-il de beaucoup inférieur à celui des enclaves. En fait, il n'existe guère que deux formes principales de plastes : les leucites, ou plastes des cellules végétales, et les granules des cellules animales.

I. Leucites ou plastes végétaux. — Suivant la nature des enclaves qui en dérivent, les plastes végétaux ou leucites portent des noms différents : Il y a les *amyloplastes* ou *leucoplastes*, qui donnent des grains d'amidon ; les *chromoplastes* et les *chloroplastes*, ou *corps chlorophylliens*, qui sont le substratum de la chlorophylle ; les *hydroleucites* ou *tonoplastes*, desquels dérivent des vésicules liquides.

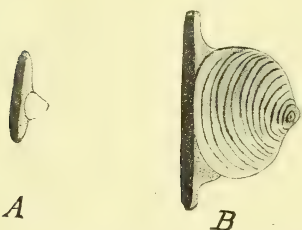


Fig. 49. — *Amyloplastes du pseudobulbe de* Phajus grandifolius.

A, stade jeune ; le grain d'amidon appendu à l'amyloplaste et formé par lui est encore très petit et sans structure concentrique. — B, stade plus avancé ; le grain d'amidon a beaucoup grossi et offre des stries concentriques. × 540. D'après Strasburger.

Amyloplastes ou leucoplastes. — Les recherches de Schmitz et de Schimper sur la formation de l'amidon ont mis en évidence l'existence de corps de nature albuminoïde, qui ont reçu le nom d'*amyloplastes* ou *leucoplastes*, et qu'on trouve dans les cellules non assimilatrices des jeunes organes de la plante et de tous les organes souterrains. La tige d'*Iris* et le pseudobulbe de *Phajus* sont des objets classiques pour ce genre de recherches. Si l'on pratique une coupe de la tige souterraine ou rhizome d'un Iris, on voit, après traitement des coupes par la solution iodée, que les cellules sont très abondamment pourvues de grains d'amidon, colorés en bleu par l'iode, et on remarque en outre qu'au grain d'amidon bleui est appendu un petit corps ménagé en jaune par l'iode et de nature albuminoïde. Ce corps minime, qui n'a l'air que d'une annexe du grain d'amidon principal, en est néanmoins tout au contraire le producteur ; c'est l'amyloplaste. Si l'on examine en effet une coupe du rhizome beaucoup plus voisine de la tige aérienne, on constate que l'amyloplaste a formé dans son intérieur un tout petit grain d'amidon ; celui-ci, en grandissant aux dépens et sous l'influence de l'amyloplaste, finit par devenir la masse prépondérante, et l'amyloplaste ne paraît plus que comme un appendice. La formation du grain d'amidon se fait soit à la surface, soit dans l'intérieur même de l'amyloplaste ; dans le premier cas, l'amyloplaste demeure longtemps encore visible à côté du grain d'amidon ; dans le second cas, il se transforme totalement en amidon et disparaît.

Dans les bulbes de *Phajus*, l'amyloplaste a, vu de face, la forme d'un disque ellipsoïdal, et, vu de profil, celle d'un bâtonnet accolé au grain d'amidon (fig. 49). Il se distingue nettement de ce dernier, ainsi que du protoplasma,

par la coloration bleu d'acier que lui communique la picronigrosine, et il renferme souvent un cristal albuminoïde en forme de tigelle ; de même que, dans le cas précédent, le grain d'amidon, s'il est petit, peut être totalement englobé dans la substance de l'amyloplaste, qui lui forme une gaine complète. S'il est au contraire volumineux, il porte son amyloplaste latéralement, à son côté ; les couches du grain d'amidon qui sont successivement formées sont alors le plus épaisses du côté de l'amyloplaste, autrement dit le noyau du grain d'amidon, avec ses stries ou couches concentriques, est situé excentriquement et du côté opposé à l'amyloplaste.

Deux faits importants sont à relever dans la façon dont se comportent les amyloplastes, et tendent à en faire de véritables organes cellulaires. En premier lieu, les amyloplastes fonctionnent comme appareils de synthèse définis. L'amidon ne peut être formé de toutes pièces que dans les parties vertes des plantes, dans les chloroplastes, grâce à l'assimilation chlorophyllienne, et les amyloleucites incolores ne sauraient le créer à partir des éléments. Mais l'amidon formé dans les feuilles est hydrolysé vraisemblablement par des diastases et solubilisé sous forme de sucres. Ce sont ces sucres que reçoivent les amyloplastes incolores des parties souterraines : ils les transforment de nouveau en amidon. Les amyloplastes jouissent donc d'une fonction très particulière, la déshydratation des sucres et leur condensation en amidon, c'est-à-dire la transformation d'une matière dissoute en substance solide, figurée, organisée. Le second fait donne aux amyloplastes une valeur individuelle plus grande encore. D'après Schmitz, Schimper, Meyer, les amyloplastes peuvent se diviser, et même ne peuvent se former autrement que par division d'amyloplastes préexistants.

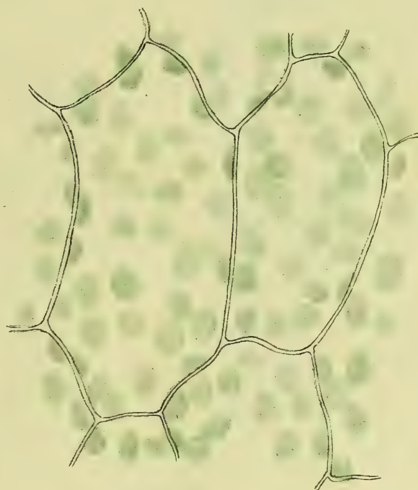


Fig. 50.— *Cellules du parenchyme dans le thalle d'une Hépatique* (Riccia sp.) *avec grains chlorophylliens.*

Chloroplastes ou corps chlorophylliens. — Les chloroplastes ou corps chlorophylliens sont des leucites auxquels les parties vertes des plantes doivent leur coloration. Ils sont de forme et de taille très variées. Habituellement, ils sont assez petits et de forme arrondie (grains chlorophylliens) (fig. 50). Mais dans certains cas ils acquièrent des dimensions considérables en même temps qu'une figure toute spéciale. Chez l'Algue unicellulaire *Closterium*, les corps chlorophylliens sont des bandes allongées parallèlement à l'axe de la cellule (fig. 51) ; les Algues du genre *Zygnema* ont de volumineux chloroplastes étoilés (fig. 52) ; dans celles du genre *Spirogyra*, il n'existe qu'un seul corps chlorophyllien en forme de ruban spiralé (fig. 53).

Les chloroleucites sont formés d'un stroma de nature albuminoïde, analogue à celui des amyloleucites, mais imprégné d'une substance verte

caractéristique, la *chlorophylle*. Cette matière spéciale est d'une telle importance pour le fonctionnement du monde vivant tout entier, qu'il importe d'en dire quelques mots. La chlorophylle, insoluble dans l'eau, se dissout dans une série de dissolvants, tels que l'alcool, l'éther de pétrole, le sulfure de carbone, etc., qui permettent de l'extraire des organes végétaux verts, avec les précautions convenables, sous forme de solutions d'un beau vert dont l'évaporation lente laisse cristalliser la chlorophylle en bouquets d'aiguilles molles, de consistance un peu plus ferme seulement que celle de la graisse, et de couleur vert noirâtre foncé (GAUTIER). Il ne faudrait pas croire que la chlorophylle est unique: chaque espèce végétale possède la sienne. C'est ainsi que la chlorophylle des feuilles de graminées offre la composition $C^{30}H^{40}Az^2O^3$, celle de l'épinard répondant à la formule $C^{40}H^{62}Az^2O^4$ (GAUTIER). Chez un même végétal, il peut de plus coexister plusieurs chlorophylles; la luzerne, par exemple, en contient au moins quatre, dont les deux plus abondantes ont pour formule $C^{28}H^{45}AzO^4$ et $C^{42}H^{63}AzO^4$ (ETARD).

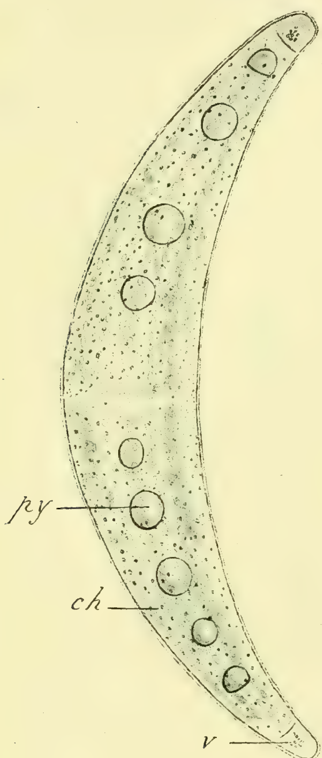


FIG. 51. — Closterium lunula, *montrant ses bandes chlorophylliennes.*

ch, bandes chlorophylliennes. — *py*, pyrénoïde. — *v*, vacuole avec cristaux de sulfate de chaux.

L'expression de chlorophylle doit donc se comprendre comme désignant toute une collectivité, toute une grande famille de *chlorophylles*, jouant le même rôle physiologique et possédant vraisemblablement le même type chimique, au moins en ce qui concerne les traits généraux de cette structure qui donnent à la molécule sa physionomie particulière. La variation de ces divers représentants du groupe peut d'ailleurs se faire dans des limites assez étendues ; la chlorophylle des Fougères, par exemple, se distingue de celle des Pharénogames par une altérabilité beaucoup plus grande à la lumière (GAUTIER). Il est facile de mettre en évidence le substratum albuminoïde de la chlorophylle, en enlevant cette dernière par l'alcool et colorant ensuite le stroma, qui a conservé la forme entière du chloroplaste. Les chloroplastes sont d'ailleurs très voisins des leucoplastes, et on peut les considérer comme des leucoplastes surchargés de chlorophylle ; ils dérivent de leucoplastes incolores situés dans les parties jeunes, dans les cônes végétatifs et les méristèmes des plantes. Ces leucoplastes ont souvent fonctionné déjà comme amyloplastes et sécrété des grains d'amidon ; la présence de l'amidon ou tout au moins de ses produits d'hydrolyse, les sucres, semble en effet indispensable à la synthèse de la chlorophylle, mais le verdissement ne se fait que sous l'influence de la lumière. La formation de la chlorophylle dans le chloroplaste paraît en effet précédée de celle d'une *chlorophylle réduite*, *chlo-*

rophylle blanche (GAUTIER), d'une *protochlorophylle* dont on a pu montrer la présence dans les feuilles (TIMIRIAZEFF). Grâce à l'énergie solaire, cette protochlorophylle fixe CO^2, se transforme ainsi en chlorophylle verte, et le corps chlorophyllien se trouve constitué.

Les formules données plus haut paraissent ne représenter qu'une partie de la molécule chlorophyllienne, car les échantillons de chlorophylle purifiés aussi parfaitement que possible laissent toujours des cendres abondantes. Bien qu'il soit démontré aujourd'hui (GAUTIER) que la chlorophylle ne contient pas de fer, comme on l'avait cru autrefois, et ne peut en rien se comparer à la matière colorante du sang, elle contient environ 1,75 p. 100 de phosphate de magnésium, des traces de calcium et de soufre. Elle est donc de structure complexe. De plus, l'examen des échanges gazeux de la feuille, l'étude de la circulation à travers la plante des sels minéraux, nitrates, sels ammoniacaux, phosphates, sulfates, chlorures, empruntés au sol par les racines, ont permis de se représenter l'assimilation chlorophyllienne comme beaucoup plus importante encore qu'on ne le pensait il y a quelques années.

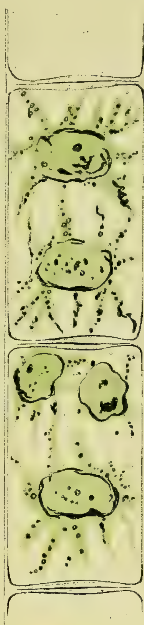


FIG. 52. — *Cellules d'une Algue*, Zygnema cruciatum, *avec corps chlorophylliens étoilés.*

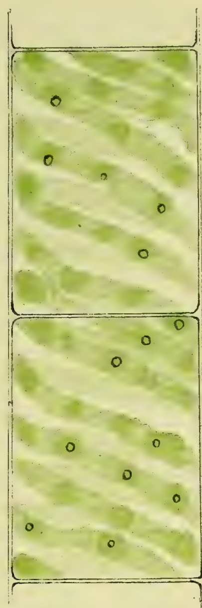


FIG. 53 — *Cellules d'une Algue*, Spirogyra orbicularis, *avec corps chlorophylliens en forme de ruban spiralé.*

Les corps chlorophylliens ne se contenteraient pas d'emprunter à l'atmosphère l'anhydride carbonique et la vapeur d'eau pour en faire, d'une part, de l'oxygène rejeté dans l'air, d'autre part, de l'aldéhyde formique se condensant en hydrates de carbone, sucres et amidons. C'est dans ces chloroplastes que viendraient aboutir non seulement le carbone de l'anhydride carbonique et l'hydrogène de l'eau, mais l'azote des nitrates, le phosphore des phosphates, le soufre des sulfates, tous ces éléments se synthétisant en une molécule complexe de chlorophylle. Les fragments de cette molécule alors scindée donneraient non seulement l'oxygène rejeté, mais les sucres et les amidons, les acides végétaux, etc., mais aussi les corps azotés, amines, nitriles, etc., à l'aide desquels se constitueraient les matières protéiques. La chlorophylle se régénérerait incessamment à l'aide des matériaux minéraux constamment apportés aux feuilles, et le cycle serait ininterrompu. Dans la conception qui répond le mieux à l'état actuel de nos connaissances, toute matière vivante aurait donc passé d'abord par le stade chloroplaste, tout autre plasma ne se montrant capable que de synthèses partielles, et impuissant à transformer

la matière minérale en substance organique. Bien que divers microorganismes dépourvus de chlorophylle aient le pouvoir de se multiplier, par conséquent de créer de la matière organique aux dépens seulement de nitrates, de sels ammoniacaux, de phosphates, et du carbone atmosphérique, ce n'est pas le cas général, bien loin de là.

Les chloroplastes se révèlent donc, en dernière analyse, comme les véritables appareils où se fait, aux dépens de l'énergie solaire, la transformation de la matière minérale inerte en matière organique chargée d'énergie potentielle, comme les véritables créateurs et perpétuels rénovateurs du monde vivant, les autres plasmas se bornant à remanier cette substance vivante, à la transformer, à l'adapter à mille formes fonctionnelles ou spécifiques. Cette analyse physico-chimique du rôle des chloroplastes suffit à montrer quelle part peut revenir aux leucites dans l'activité de la cellule vivante.

Les corps chlorophylliens, comme les amyloplastes, se multiplient par division ; chacun s'étrangle en biscuit ; les deux segments se séparent et deviennent deux corps chlorophylliens nouveaux. On a donné le nom spécial de *chloroplasme* au substratum protoplasmique des corps chlorophylliens, et on a mis ce chloroplasme sur le même rang que le cytoplasme et le nucléoplasme, mais on n'a pu se mettre d'accord sur sa structure, pas plus que sur celle des autres protoplasmas.

Les corps chlorophylliens adultes peuvent renfermer à leur tour de petits et même de gros grains d'amidon, qu'ils ont formés, et qu'on peut déceler par l'emploi de l'iode. Ces grains d'amidon se forment autour de corps particuliers, différenciés dans l'intérieur du chloroplaste, auxquels on a donné le nom de *pyrénoïdes*, parce qu'ils sont constitués d'une substance chromatique qui se colore comme celle des noyaux.

Les chloroplastes recueillent l'énergie solaire en absorbant certaines radiations lumineuses de la partie la moins réfrangible du spectre, radiations rouges, orangées et jaunes, comprises dans quatre régions distinctes qui se traduisent par l'apparition de quatre bandes sombres dans le spectre de la lumière transmise par la chlorophylle. Au contraire, une lumière trop vive oxyde et détruit la chlorophylle. Mais on voit dans la cellule vivante les chloroplastes changer de forme et de position sous l'influence des rayons lumineux ; à la lumière vive et directe du soleil, ils offrent le moins de surface possible ; ils développent au contraire au maximum la surface absorbante, exposés à la simple lumière diffuse du jour (Stahl).

Divers champignons (*Russula*, *Stropharia*, *Xylaria*, *Helotium*, etc.), de même que certains animaux (nombreux Infusoires, Spongilles, Hydre, Turbellariés, Bonellie, Chaetoptère, etc.), présentent une teinte ; verte ce serait une erreur de croire que toutes ces colorations sont dues à la chlorophylle. Dans certains de ces cas, cependant, la matière colorante paraît voisine des chlorophylles végétales.

Chlorophylle animale. — La chlorophylle existe chez les animaux ; elle peut parfois s'y trouver à l'état diffus, comme chez certains Infusoires ; mais le plus souvent elle imprègne des corpuscules de forme définie, de véritables corps chlorophylliens. Ces corps ont reçu deux interprétations différentes. Tandis que les uns les identifient avec les chloroplastes des

végétaux, d'autres auteurs, à la suite de Brandt, les considérèrent comme de petites Algues unicellulaires vivant en symbiose avec la cellule qui leur servait d'hôte, et les nommèrent, suivant leur coloration verte ou jaune, *zoochlorelles, zooxanthelles* [Hydre verte, Radiolaires, Planaires (fig. 54)]. On a réussi à cultiver isolément les grains verts des animaux, et même à inoculer ceux d'une espèce chlorophyllienne de *Frontonia* à une autre espèce incolore du même genre : preuves en faveur de la nature parasitaire ou plutôt symbiotique de ces grains. Quelle que soit la nature des corps chlorophylliens, la chlorophylle animale peut être différente de la chlorophylle végétale et ne doit pas lui être identifiée pour le seul caractère de la coloration semblable.

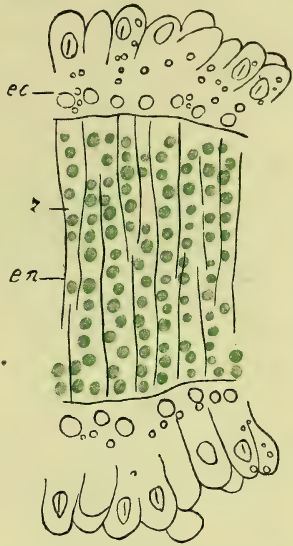


Fig. 54. — *Coupe longitudinale optique d'un tentacule d'Hydre verte* (Hydra viridis L.), *avec les zoochlorelles.*

ec, ectoderme. — *en*, entoderme. — *z*, zoochlorelles. × 125.

La chlorophylle des chloroplastes est toujours accompagnée d'un autre pigment spécial, la *xanthophylle* (Berzélius), de couleur jaune, dont les relations avec la chlorophylle ne sont pas connues. Il se pourrait cependant que cette xanthophylle, qui semble identique à l'*étioline* (Tschirch) des feuilles développées à l'obscurité, ne fût pas très éloignée de la protochlorophylle de Timiriazeff.

Chez les Algues, le chloroleucite est chargé en outre de pigments supplémentaires dont la coloration peut masquer la teinte verte de la chlorophylle : *phycoérythrine* rose des Floridées, *phycophéine* brune des Fucacées, *phycoxanthine* jaune des Diatomées. Ces pigments, de nature albuminoïde, solubles dans l'eau et précipitables par l'alcool, peuvent être éliminés par simple macération aqueuse, et l'on voit apparaître la couleur ordinaire des corps chlorophylliens.

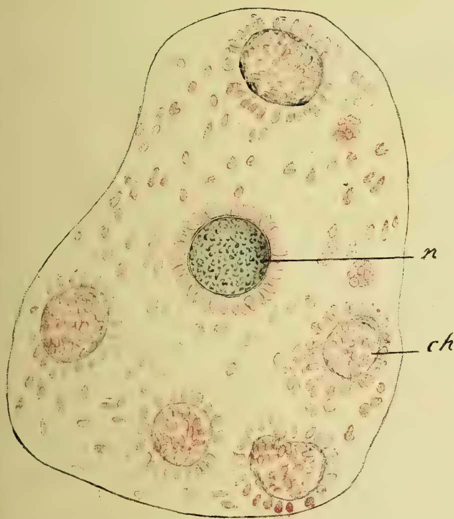


Fig. 55. — *Cellule d'un fruit mûr de Sceau de Salomon* (Polygonatum vulgare), *avec chromoleucites.*

n, noyau. — *ch*, chromoleucites. Etat frais. × 500.

Enfin les chloroplastes contiennent d'ordinaire, outre la chlorophylle et la xanthophylle, un pigment jaune rougeâtre, *érythrophylle* de Bougarel, *chryophylle* de Harsten, qui paraît identique à la *carotine* d'Arnaud, hydrocarbure coloré $C^{26}H^{38}$ des racines de carotte.

Beaucoup de leucites sans chlorophylle, dans les racines, les fleurs ou les fruits, contiennent d'ailleurs exclusivement des pigments jaunes ou rouges de cette nature, plus ou moins voisins de la carotine ; on les appelle des *chromoplastes* : ce sont eux qui produisent la coloration des parties végétales citées. Ils dérivent soit de leucites incolores (racines), soit de leucites ayant déjà fonctionné comme chloroplastes (fruits verts devenant rouges ou jaunes à la maturité). La matière colorante, au lieu d'imprégner un corpuscule albuminoïde ou leucite, peut avoir une forme cristalline, le chromocristallite, comme dans les racines de la Carotte, les fruits de Tomate et de Courge (fig. 55 et 56).

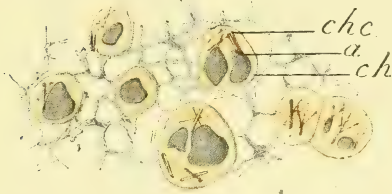


Fig. 56. — *Contenu du fruit non complètement mûr d'une Tomate* (Solanum Lycopersicum).

Les chromoleucites *ch*, à côté de grains d'amidon *a*, contiennent encore des cristaux, les chromocristallites *chc*. Etat frais. × 500.

Hydroplastes ou hydroleucites et tonoplastes.— Ce sont, d'après de Vries et Went, des enclaves des cellules végétales comparables aux précédentes, mais dont le rôle est la formation de l'eau, et dont la destinée est de se transformer en vacuoles aqueuses. L'individualité des hydroplastes, affirmée par de Vries, mais mise en doute par Pfeffer, serait prouvée, d'après le premier auteur, parce qu'ils naissent toujours par division d'un hydroplaste préexistant, et par cet autre fait qu'on peut les conserver vivants, isolés du reste de la cellule. Devenus vacuoles aqueuses, les hydroplastes ne dégénèrent pas pour cela en corps purement passifs ; car la paroi qui les entoure jouirait de la propriété de fixer le titre et de régler la tension du liquide intravacuolaire, fonctionnerait comme un véritable *tonoplaste*.

II. Plastes des cellules animales. Granula. — Existe-t-il, à l'état d'enclaves, dans les cellules animales, des corps comparables aux leucites ou plastes végétaux, tant par leurs qualités morphologiques que par leurs propriétés physiologiques ?

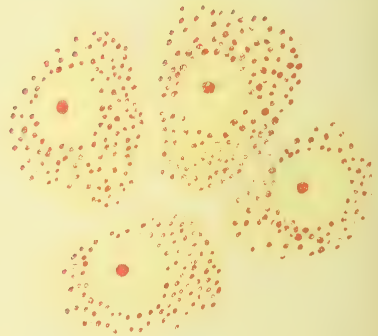


Fig. 57. — *Cellules de l'hypophyse du Chien, avec granules d'*Altmann. × 1000.

Nous avons vu plus haut ce que les granula d'Altmann n'étaient pas, c'est-à-dire des particules ultimes, douées de vie, du protoplasma, des bioblastes. Nous avons laissé à entendre qu'ils représentaient sans doute des plastides animales, c'est-à-dire la forme première des produits de l'activité sécrétoire des cellules (fig. 57). Ainsi, par exemple, les cellules graisseuses, qui élaborent la graisse de l'organisme, avant de renfermer des globules graisseux, contiennent des granula, spécifiquement colorables ; et on a observé (Altmann et d'autres) que la synthèse de la graisse et son dépôt sous forme de globules ou de gouttelettes se faisait au niveau même et par transformation de ces granula (fig. 58). Les nombreux auteurs qui ont étudié la

structure des cellules à ferments, telles que les cellules du pancréas, les cellules des glandes salivaires, les cellules à pepsine chez les Vertébrés, ont été conduits à concevoir dans tous ces éléments glandulaires l'existence d'enclaves, de grains de préferment ou zymogène, c'est-à-dire d'une matière qui, sous certaines conditions, se transformera et deviendra le ferment définitif. Les zymogènes divers qui précèdent les différents ferments de l'économie possèdent des propriétés communes, parmi lesquelles il en est une qui domine leur histoire chimique : c'est qu'hydratés ils se changent en ferments définitifs. Ainsi le zymogène des glandes salivaires deviendra la diastase ou ptyaline de la salive ; le pepsinogène, le trypsinogène des glandes de l'estomac et du pancréas fourniront la pepsine et la trypsine du suc gastrique et du suc pancréatique ; le mucigène est la substance intermédiaire qui par hydratation se transformera en mucus définitif.

Ce sont là sans aucun doute les représentants des plastides des cellules

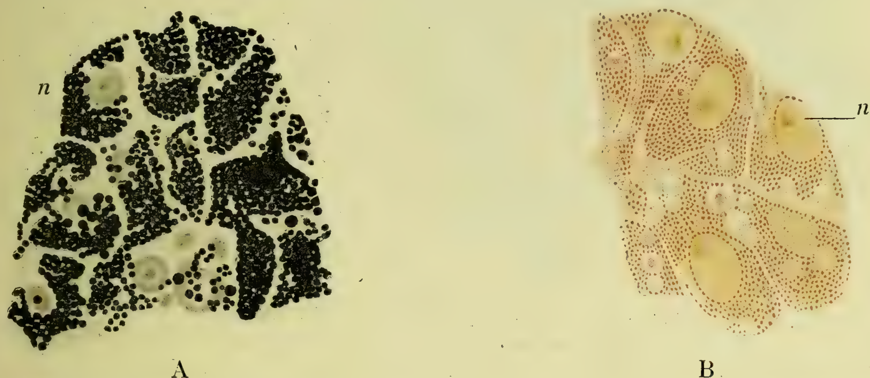


Fig. 58. — *Cellules du tissu graisseux sous-cutané d'un Chien âgé de 3 jours, permettant de superposer les globules graisseux aux granula d'*Altmann.
A, cellules avec globules graisseux. — B, cellules avec granula d'Altmann, après dissolution de la graisse et coloration des granula. — *n*, noyaux des cellules graisseuses. × 700. D'après Metzner.

végétales. Il y a cependant une certaine difficulté, dans l'état présent de la science, à établir entre les uns et les autres un parallèle étroit. Jusqu'alors, la propriété de se diviser n'a été reconnue aux granula que par Altmann seul ; tandis qu'on l'accorde très généralement aux plastides végétales. Il y a cependant entre les uns et les autres une ressemblance essentielle. Dans les deux cas, il s'agit d'un substratum, d'un plaste, de nature protéique (amyloplaste, chloroplaste, etc. ; mucigène, zymogène, granula de toutes sortes), qui donnent naissance, chacun par son activité propre, à un produit spécial, le grain d'amidon, la goutte de mucus, le grain de ferment, le globule graisseux. C'est bien là la plastide que nous recherchions plus haut, comme une entité théoriquement nécessaire dans l'être vivant, pour y représenter l'individualité la plus simple, offrant le minimum possible de complication organique, c'est-à-dire la parcelle douée d'accroissement, de mouvement, capable de se diviser, vivant d'une vie propre, véritable petit organite de la cellule, qui travaille chacun pour son compte et qui a chacun sa destinée.

b) *Enclaves ou réserves.* — Après les plastes, corps producteurs d'enclaves, il faut examiner ces enclaves elles-mêmes, c'est-à-dire les substances

figurées déposées dans le cytoplasme, qu'elles soient ou non d'ailleurs le résultat de la transformation et le produit de corps figurés, de plastes. Les enclaves, en se plaçant au point de vue physiologique, sont souvent aussi appelées réserves ; elles représentent, en effet, des matériaux de réserve que la cellule emmagasine pour les consommer ensuite ou les distribuer à l'organisme. Par leur nature chimique et leur aspect, les enclaves ou réserves se montrent extraordinairement variées. Quelques mots seulement pourront être dits ici sur les principales d'entre elles.

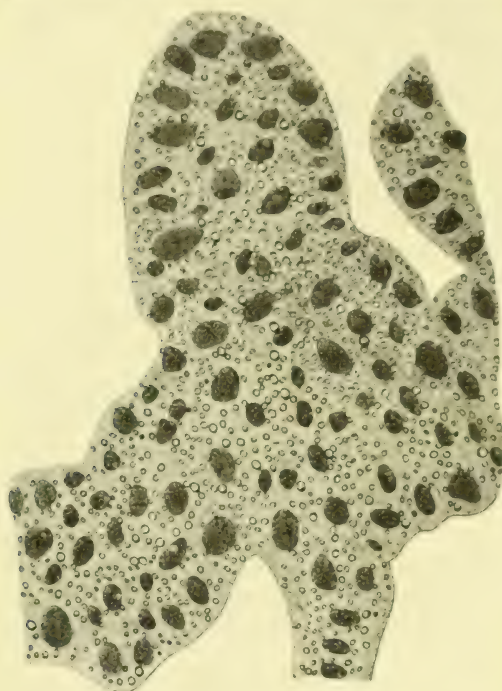


Fig. 59. — *Fragment du corps adipeux d'un Insecte* (Œdipoda cærulescens L.).
Cellules remplies de gouttelettes graisseuses. × 250.

I. Graisses. — Les graisses sont parmi les réserves les plus répandues dans les cellules végétales aussi bien qu'animales. Elles se présentent habituellement sous l'aspect de globules ou gouttelettes, que distinguent leur réfringence très grande et la propriété de se colorer en noir par réduction

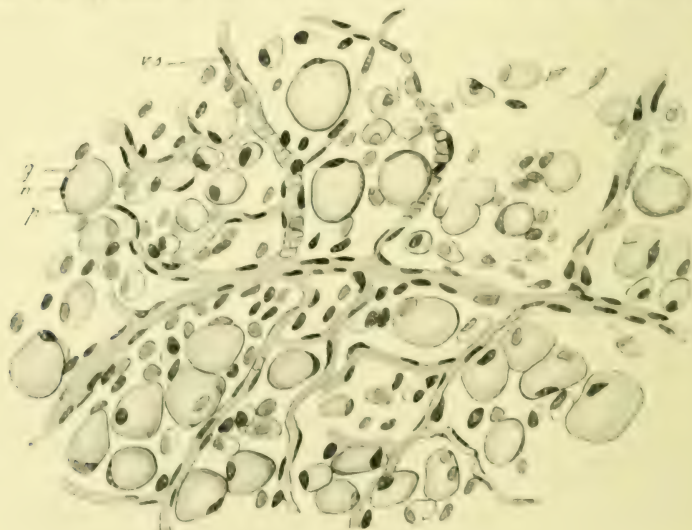


Fig. 60. — *Portion du mésentère d'un jeune Rat.*
Cellules renfermant chacune une grosse goutte graisseuse. — *n*, noyau. — *p*. corps protoplasmique. — *g*, goutte graisseuse. — *vs*, vaisseaux (capillaires) sanguins. × 250.

du tétroxyde d'osmium (acide osmique) (fig. 59-61). Des acides gras (stéarique, palmitique, oléique, butyrique, caproïque, etc.) qui forment la graisse animale, et s'y trouvent soit à l'état libre, soit plus généralement à l'état de graisses neutres ou triglycérides (stéarine, palmitine, oléine, butyrine, caprine, etc.), l'acide oléique et l'oléine seuls peuvent réduire l'acide osmique (Altmann, Starke); les autres fixent l'acide osmique sans le réduire et se colorent en brun clair par ce réactif. De là résulte que, suivant la composition chimique des globules graisseux, ceux-ci paraîtront sous différents aspects, après coloration par l'acide osmique : sous l'aspect de globules pleins complètement noirs s'ils sont formés en totalité par de l'acide oléique ; ou sous celui de corps à anneau noir, de corps à capuchon noir, si l'acide oléique se trouve à la périphérie seule du globule graisseux. Dans les cellules graisseuses des Vertébrés, les globules de graisse confluent d'habitude en une grosse vésicule graisseuse, qui remplit tout le corps cellulaire et refoule le cytoplasme et le noyau à la périphérie (fig. 60 et 61). Chez les végétaux et les animaux supérieurs, la graisse est formée et accumulée en quantités considérables par des cellules spéciales, les *cellules graisseuses* ou *adipeuses*, qui sont pour la plante et pour l'animal les principaux magasins de réserve de l'économie. Ces cellules forment par leur réunion d'importants organes graisseux de réserve. Tels sont l'albumen des graisses dites oléagineuses, le corps adipeux des Insectes (fig. 59), les organes adipeux des Vertébrés (fig. 60).

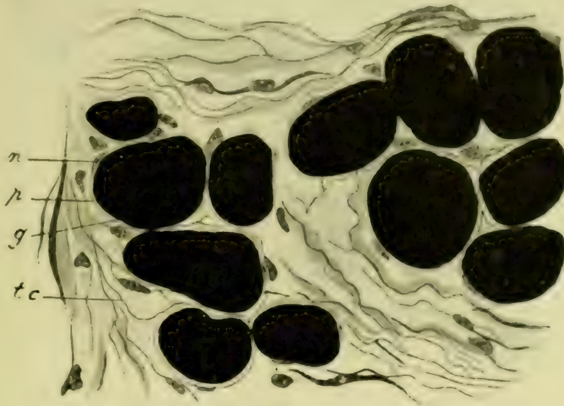


Fig. 61. — *Cellules graisseuses du tissu conjonctif interstitiel d'un jeune Rat.*

Traitement par l'acide osmique, qui a coloré la graisse en noir. — *n*, noyau. — *p*, corps protoplasmique. — *g*, goutte graisseuse noircie par le réactif. — *tc*, tissu conjonctif non graisseux. × 250.

Les globules graisseux sont le résultat de la transformation de plastes spéciaux, de granula, comme Altmann et ses élèves l'ont montré. En effet, dans les cellules qui plus tard devront devenir graisseuses, on ne trouve d'abord que des granula, colorables par la fuchsine par exemple, dans la méthode d'Altmann, ou par la safranine ; puis, à mesure que s'effectue la transformation graisseuse de ces granula, la partie fuchsinophile ou safraninophile devient de moins en moins importante, tandis que la portion colorable en noir par l'acide osmique augmente, jusqu'à ce que finalement, complètement transformé, le granulum soit devenu un globule totalement noir (fig. 62). Cette évolution graduelle concorde bien avec ce qu'on sait de la formation physiologique des graisses, dont l'origine doit être cherchée dans des dédoublements des matières protéiques.

II. Amidons, glycogènes et autres. — L'amidon et le glycogène sont des hydrates de carbone presque aussi répandus que les graisses, l'amidon chez les plantes, le glycogène chez les animaux. Ici encore, il y a vraisemblablement toute une série d'amidons, toute une série de glycogènes.

L'amidon proprement dit, ou « amidon végétal », existe dans les cellules des plantes sous la forme de grains, *grains d'amidon*, de taille très variable, de forme sphérique, ovoïde ou irrégulière; l'eau chaude les gonfle et les transforme en empois; les solutions iodées leur donnent une teinte bleue caractéristique. Les grains d'amidon se distinguent au microscope par une structure stratifiée très nette, étudiée surtout par Nægeli; ils se composent en effet de strates plus claires et plus larges, alternant avec des strates plus foncées et plus étroites (figure 63). Cette structure est due, d'après Nægeli, à l'alternance de lamelles plus pauvres et de lamelles plus riches en eau. Les lamelles sont disposées autour d'un noyau organique plus riche en eau, qui tantôt occupe le centre du grain, tantôt et plus fréquemment est reporté vers le petit bout de l'ovoïde. Il peut aussi y avoir plusieurs noyaux organiques, autour desquels s'agencent des lamelles communes; le grain d'amidon est alors dit composé.



Fig. 62 — *Cellules épithéliales de l'intestin d'un Triton, montrant les plastes formateurs de la graisse en partie transformés en globules graisseux.*

p, plaste non encore transformé et demeuré safraninophile. — *c*, plastes à demi-transformés (corps en croissant et corps annulaire). — *g*, globules graisseux.

On a vu plus haut de quelle façon les grains d'amidon se forment soit à l'intérieur, soit à la surface des amyloplastes et des chloroplastes. Dans ces deux cas, la stratification a des caractères différents (Schimper). Si le grain d'amidon prend naissance à l'intérieur d'un amyloplaste, comme toutes ses parties sont également nourries et accrues par la substance de l'amyloplaste, qui l'entoure de toutes parts, les lamelles ont partout une épaisseur égale. Dans le cas, au contraire, où il naît à la surface de l'amyloplaste, la portion du grain d'amidon voisine de ce corps producteur, étant plus abondamment

nourrie et mieux pourvue de substance formatrice, ses lamelles sont plus épaisses, tandis qu'elles sont plus minces du côté opposé au foyer de production ; il en résulte que le noyau organique est repoussé de plus en plus loin de la surface de l'amyloplaste, et prend une situation de plus en plus excentrique dans le grain d'amidon.

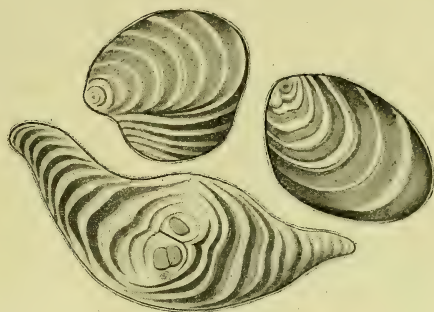


Fig. 63. — *Grains d'amidon du fruit de la Pomme de terre* (Solanum tuberosum). × 250.

Les Protozoaires renferment des enclaves voisines de l'amidon végétal par leur nature chimique, mais en différant par certains caractères, en particulier par l'absence de coloration bleue par l'iode. Ce sont le *zooamylon* (Maupas) ou *paraglycogène* (Bütschli) et le *paramylon* (fig. 64).

Le *glycogène* ou « amidon animal », découvert par Cl. Bernard et par Rouget dans les cellules hépatiques et dans la plupart des tissus animaux, étudié ensuite surtout par Cl. Bernard et par Schiff, joue, comme matière de réserve de l'organisme animal, un rôle aussi important que l'amidon chez les plantes. Le nom d'amidon animal qu'on lui a quelquefois donné vient autant de ce que son rôle est analogue à celui de l'amidon des plantes, que de ce qu'il est un isomère chimique de cette substance. Il ne se comporte pas autrement que l'amidon ; car, dans certaines circonstances, il est digéré par la cellule et transformé en glucose assimilable. Sa répartition dans les cellules est très étendue ; il n'est aucune espèce de cellule qui, à un moment donné, ne contienne une provision plus ou moins abondante de glycogène.

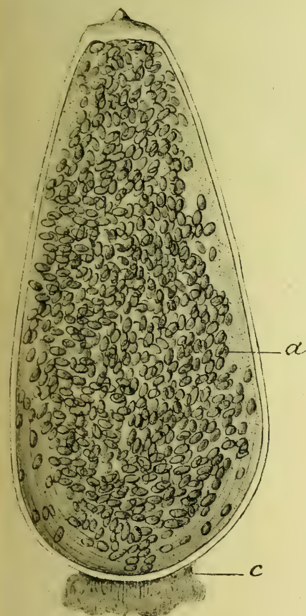


Fig. 64. — Monocystis Lumbrici Henle, *avec zooamylon*.
a, grains de zooamylon. — *c*, touffe de cils. × 150.

Le glycogène formant avec l'eau, sinon de véritables solutions, tout au moins des pseudo-solutions opalescentes de consistance très fluide, cette provision glycogénique existe dans les cellules à l'état dissous, sous forme de gouttelettes, qui imbibent le cytoplasme, sans pénétrer le noyau. Si l'on colore par l'iode une cellule riche en glycogène, cette cellule prend une teinte brun-acajou caractéristique. Dans le cas de cellules mortes, tuées par divers réactifs, l'alcool par exemple, la coloration caractéristique du glycogène se localise à de petites masses, qui représentent le glycogène précipité par les réactifs. Ces granules sont donc le substratum du glycogène ; et on peut, pour cette substance comme pour les autres matières de réserve,

distinguer, en outre de la réserve elle-même, un corps albuminoïde ou stroma qui est ici, sinon le producteur, du moins le substratum du glycogène (Barfurth), et qu'on peut comparer aux plastes desquels naissent les autres matériaux de réserve.

L'*inuline* est une substance très voisine de l'amidon, qu'on trouve à l'état dissous dans le thalle de certaines Algues (*Acetabularia*), les bulbes des Liliacées, les tubercules du Dahlia et du Topinambour. Elle ne prend une forme figurée qu'après avoir été précipitée, puis redissoute ; elle cristallise alors en sphéro-cristaux caractéristiques, c'est-à-dire en amas sphériques de cristaux rayonnants.

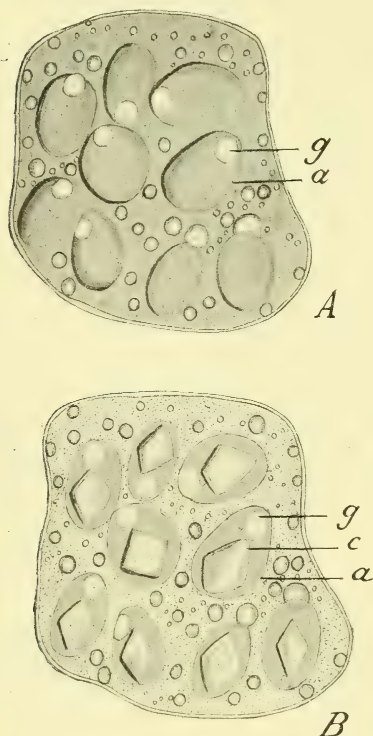


Fig. 65. — *Albumen du Ricin* (Ricinus africanus), *avec grains d'aleurone.*

A, cellule de l'albumen examinée dans la glycérine. — B. après addition d'eau. — *a*, grain d'aleurone. — *g*, globoïde. — *c*, cristalloïde. × 500.

III. Matières protéiques. — Outre les leucites ou plastes, qui sont tous des corps protéiques, les cellules contiennent un certain nombre d'enclaves définitives appartenant à cette catégorie chimique. Il ne sera question ici que des grains d'aleurone des plantes et des enclaves vitellines des œufs animaux.

Grains d'aleurone. — Ce sont des matériaux de réserve qui s'accumulent dans l'albumen et l'embryon des graines, pendant la période de vie latente qui précède la germination. De forme et de grandeur variables, les grains d'aleurone sont insolubles dans l'alcool, très solubles au contraire dans l'eau, d'où la précaution, quand on veut les voir, de les examiner dans un liquide ne contenant pas d'eau. Ils sont constitués par diverses matières albuminoïdes analogues au gluten (*gluténine* et *gliadine*) des céréales, à la conglutine des légumineuses, etc.

Longtemps considérés comme des leucites particuliers, on tend aujourd'hui, d'après les recherches de Went et de Van Tieghem, à n'y voir que des hydroleucites desséchés, par le fait de la dessiccation même de la graine, qui perd son eau en passant à l'état de vie ralentie.

Les grains d'aleurone, renferment habituellement des enclaves qui peuvent être de trois sortes : des *globoïdes*, des *cristalloïdes* et des *cristaux* (fig. 65-67).

Les globoïdes, qui doivent leur nom à leur forme globuleuse, ne manquent jamais dans les grains d'aleurone où ils existent souvent en grand nombre. Leur substance, généralement soluble dans l'eau comme dans tous les acides, consiste en glycérophosphate ou malophosphate de calcium et de magnésium.

Les cristalloïdes sont de nature protéique ; l'eau les gonfle ; les solutions

alcalines et les acides faibles les dissolvent ; ils cristallisent tantôt dans le système cubique, tantôt dans le système hexagonal. On verra plus loin qu'ils sont de véritables cristaux ; le nom déjà ancien et impropre de cristalloïdes rappelant uniquement une certaine variabilité de formes qu'ils doivent au peu de stabilité de leur substance et à sa grande sensibilité aux réactifs.

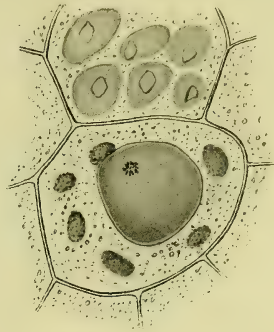


Fig. 66. — *Albumen de la Noisette* (Corylus avellana) *avec grains d'aleurone.*

Dans la cellule inférieure, un grain d'aleurone volumineux avec amas cristallin ; dans la cellule supérieure plusieurs grains d'aleurone plus petits contenant chacun un cristalloïde.

Les autres cristaux sont formés par de l'oxalate de calcium et se trouvent en aiguilles et en cristaux isolés ou groupés sous forme de macles.

Enclaves vitellines. — Tous les œufs élaborent en quantité plus ou moins grande, et souvent très considérable, un matériel nutritif destiné à faire les frais des premiers développements de l'embryon, qu'on appelle le vitellus nutritif, ou brièvement le *vitellus*, le *lécithe*, communément le *jaune* de l'œuf (fig. 68). Le vitellus se compose de substances chimiques très différentes, et ces substances se présentent sous des formes variées. Il contient en effet des graisses, des lécithines, des protagons et leurs dérivés, cérébrine, jéconine, et surtout des matières protéiques, variables suivant les espèces animales (vitelline, ichthydine, émydine, etc.), qui toutes renferment du phosphore et appartiennent au groupe des pseudonucléines. Les formes qu'affectent ces substances sont très variables et d'autant plus compliquées que l'œuf est plus chargé de matériaux vitellins, que le lécithe est plus abondant.

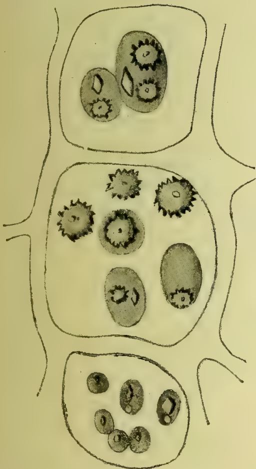


Fig. 67. — *Albumen de la petite Ciguë* (Æthusa cynapium) *avec grains d'aleurone.*

Les grains contiennent soit un petit cristalloïde et un ou deux cristaux (cellules supérieures), soit rien que des cristaux (cellule moyenne), soit un cristalloïde et un globoïde (cellule inférieure). Remarquer que chaque cellule ne contient qu'une seule variété de ces grains.

L'état morphologique sous lequel se montrent les matériaux vitellins est donc en rapport avec la quantité de vitellus contenue dans l'œuf. La quantité de la réserve vitelline est à son tour commandée par son mode de répartition dans le plasma ovulaire. Sous ce rapport, on distingue d'abord des œufs *alécithes* (Balfour), qui ne contiennent que très peu de vitellus, ou plutôt dans lesquels le vitellus est distribué dans le corps cellulaire d'une manière uniforme (œufs *homolécithes* de Hallez) (Spongiaires, Nématodes, Echinodermes, Mammifères). Dans d'autres œufs (*télolécithes* de Balfour), le vitellus, qui est souvent très abondant, est accumulé à l'un des pôles de l'œuf, au pôle dit végétatif, soit que le vitellus et le protoplasma soient encore mélangés dans la région végétative

de l'œuf (œufs *mixolécithes* d'HENNEGUY) (Mollusques, Amphibiens), soit qu'il y ait séparation absolue de ces deux substances (œufs *amictolécithes* d'HENNEGUY) (Poissons osseux et Sélaciens, Reptiles et Oiseaux). Enfin, chez les Insectes, le vitellus est concentré au centre de l'œuf (œufs *centrolécithes* de BALFOUR).

D'après ce qui précède, c'est dans les œufs homolécithes des Echinodermes, des Nématodes, des Mammifères, etc., qu'on trouvera les formes les plus simples et les plus petites de matériel vitellin ; ce seront

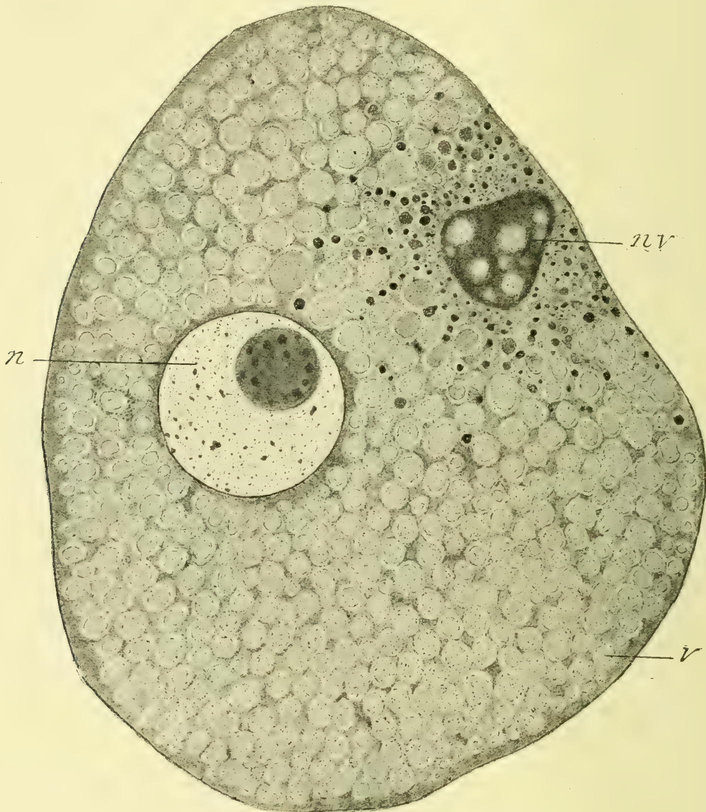


FIG. 68. — *Œuf d'une Arachnide* (Phalangium sp.), *avec enclaves vitellines.* *n*, noyau. — *nv*, noyau vitellin. — *v*, enclaves vitellines. × 250.

des sphérules vitellines de taille variable. Dans les œufs télolécithes des Amphibiens, des Sélaciens, des Reptiles et des Oiseaux, le matériel vitellin se trouve sous une forme plus compliquée, et ses éléments sont plus volumineux. Les particules vitellines, en effet, au lieu d'être libres, comme dans le cas précédent, s'agrègent en des corps plus volumineux et plus compliqués, qu'on peut appeler du nom générique de *sphère vitelline*, bien que leur forme ne soit pas toujours sphérique, et que l'on peut aussi désigner du nom de « cytoïdes vitellins » (HIS), à cause du faux aspect de cellules que les sphères vitellines présentent.

Les particules élémentaires du vitellus ont, chez la plupart des Vertébrés, la forme de sphérules. Celles des œufs d'Amphibiens et de Sélaciens ont une

forme tabulaire et sont pour cette raison connues sous les noms de « tablettes » ou « plaquettes vitellines » (fig. 69). Ces corps tabulaires, de nature protéique, décomposables en lamelles superposées, ont, suivant les uns, non seulement l'apparence, mais encore même la constitution cristalline, tandis que d'autres leur refusent ce caractère. Ils se forment, d'après Henneguy, dans des parties condensées du plasma ovulaire dites « corps fusiformes », que O. Hertwig a découvertes.

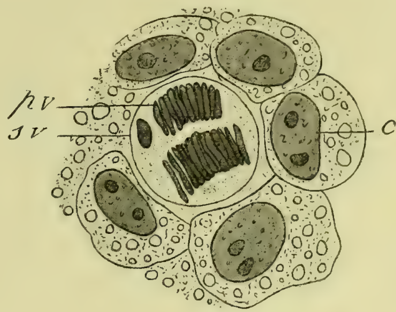


Fig. 69. — *Sphère vitelline avec plaquettes vitellines, dans le périblaste (région riche en vitellus) du germe de la Torpille* (Torpedo ocellata).

sv, sphère vitelline (cytoïde vitellin). — *pv*, plaquettes vitellines incluses dans cette sphère et décomposées en lamelles.— *c*, cellules du germe disposées autour de la sphère. × 1000. D'après His.

L'œuf des Oiseaux et des Reptiles présente les formes les plus compliquées de matériaux vitellins. On sait que la cellule-œuf de la Poule est représentée par le jaune de l'œuf ; car le blanc d'œuf n'est qu'une masse accessoire et surajoutée. Le noyau et le protoplasma cellulaire n'occupent qu'une place très minime dans le jaune, dont la masse principale est formée par le vitellus nutritif. Celui-ci renferme des sphères vitellines de deux sortes chimiques principales (fig. 70) : des vésicules graisseuses et des vésicules albuminoïdes (vitellines) ; ces dernières

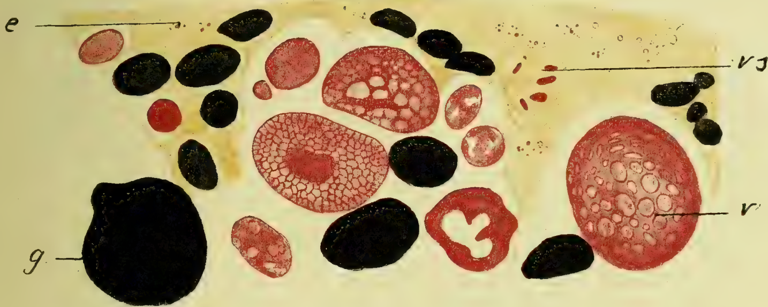


Fig. 70. — *Elements du vitellus jaune, dans le sac vitellin d'un embryon âgé d'Orvet* (Anguis fragilis L.).

e, épithélium du sac vitellin. — *g*, sphères ou vésicules graisseuses (noircies par l'acide osmique). — *v*, sphères ou vésicules vitellines proprement dites, de nature albuminoïde (vitelline). — *vs*, vaisseau sanguin. × 350.

sont des sphères molles, souvent très grandes, ponctuées de grains albuminoïdes, ou bien décomposées en sphérules plus petites qui, une fois utilisées et dissoutes, laissent à leur place des vacuoles. Le vitellus blanc contient de même des sphères albuminoïdes, d'ailleurs plus petites en général que dans le vitellus jaune, formées elles-mêmes de sphérules juxtaposées.

IV. Enclaves cristallines. — *Sels cristallins.* — Ils sont très répandus dans le monde végétal, l'oxalate de calcium surtout. Il s'y présente tantôt sous forme de petits granules de structure cristalline, tantôt en macles

(fig. 71), plus souvent à l'état de *raphides*, c'est-à-dire de faisceaux d'aiguilles (Liliacées, Aroïdées) (fig. 72), baignant dans le suc cellulaire, mais recouverts par une couche très mince de protoplasma. Dans les cellules végétales où ils sont formés en extrême abondance, ou bien qui logent un cristal très volumineux, le corps protoplasmique et le noyau ont disparu de la cellule, qui n'est plus qu'un simple sac à cristaux.

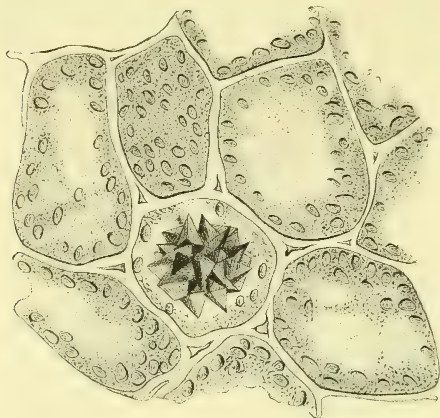


Fig. 71. — *Cellules du parenchyme cortical du pédoncule floral* d'Althaea rosea, *l'une avec une macle d'oxalate de chaux*. × 125.

On a trouvé dans un certain nombre de cas pathologiques chez l'Homme des cristaux aciculaires (*cristaux de Charcot-Leyden, cristaux de Boettcher*), que Poehl a montrés être formés par un phosphate d'une substance organique bien définie, la *spermine*, et que Lubarsch a trouvés dans les éléments séminaux vivants.

Les cristaux d'*urates*, de *guanine*, de *xanthine* forment un petit groupe bien naturel ; ce sont des produits d'excrétion éliminés par des cellules excrétrices, les cellules du rein par exemple. Celles du rein des Gastéropodes Pulmonés en donnent un beau spécimen ; chacune d'elles contient un beau cristal d'une substance encore inexactement déterminée (guanine ou acide urique) (fig. 73).

A citer encore, parmi les enclaves minérales, les grains de soufre que renferment les Bactéries sulfurées (fig. 74).

Cristaux albuminoïdes. — Les premiers connus, ceux qui sont le véritable prototype de toutes les formations cristallisées de nature albuminoïde, sont les cristalloïdes des grains d'aleurone, découverts par Hartig. Nægeli, qui les a le premier bien étudiés, leur a donné le nom de cristalloïdes pour les distinguer des cristaux ordinairement connus, et ils se différencient en effet par l'inconstance de leurs angles, la faculté d'imbibition et de gonflement, leur accroissement par intussusception, c'est-à-dire par incorporation de particules nouvelles qui viennent se placer dans la masse même du cristalloïde, au lieu que la plupart des cristaux s'accroissent par apposition, c'est-

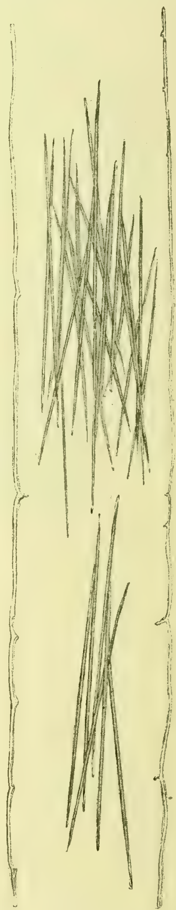


Fig. 72. — *Cellules à raphides de la feuille de Jacinthe* (Hyacinthus orientalis). × 250.

à-dire par le dépôt de substance formatrice à leur surface même. Schimper s'est efforcé ensuite de caractériser ces formations au point de vue cristallographique et de compléter nos connaissances sur leurs propriétés physiques.

Depuis lors, la collection des cristalloïdes albuminoïdes s'est accrue considérablement. On les a trouvés, en effet, non seulement dans les tissus végétaux, mais encore dans les tissus animaux ; le noyau, tout comme le corps protoplasmique, peut en contenir ; enfin, la liste n'est pas terminée des corps qu'on peut qualifier de cristalloïdes, car il existe une foule de corps figurés, dont la forme est très obscurément géométrique, mais qui, étudiés de près, révéleront probablement leur structure cristalline et prendront peut-être rang auprès des « cristalloïdes » de Hartig. Les cristalloïdes nucléaires, dont il doit être dit un mot, bien que strictement il ne s'agisse dans cet article que d'enclaves du corps cellulaire, ont été décrits dans un grand nombre de cellules, entre autres dans les cellules nerveuses, dans différents œufs, et surtout par A. Zimmermann, Poirault et d'autres dans des cellules végétales, telles que celles des feuilles de Fougères (fig. 75, 76). Quant aux cristalloïdes du corps cellulaire, la liste des localités où on les a signalés serait plus nombreuse encore à dresser. Deux exemples pourront suffire à en donner une idée. L'un sera celui des cristalloïdes des grains d'aleurone, sur lequel il n'y a plus à revenir (fig. 65). L'autre exemple sera fourni par les cristalloïdes que renferment les cellules testiculaires chez les Mammifères et chez l'Homme notamment. On sait qu'entre les tubes séminifères dont se compose le testicule, il existe des cellules spéciales, dites « cellules interstitielles » ; c'est à l'intérieur de ces cellules, et aussi en dehors d'elles que Reinke a trouvé les cristalloïdes qui portent son nom (fig. 77). Ce sont des corps de forme cristalline, volumineux, électivement colorables, constitués sans doute par des globulines.



Fig. 73. — *Groupe de cellules du rein de l'Escargot* (Helix aspersa) *avec cristal de guanine ou d'acide urique.*
c, cristal. — *n*, noyau de la cellule. × 250.



Fig. 74. — *Une Bactérie sulfurée, le* Monas Okenii (?) *avec grains de soufre.*
Dans l'une de ces Bactéries, les grains de soufre ont disparu, laissant à leur place des vacuoles. × 1000.

Enfin, il faut ajouter à la liste des cristalloïdes une foule de corps qui

représentent en quelque sorte des formes cristalloïdes très imparfaites au point de vue géométrique, et cependant peuvent être rapprochés des cristalloïdes précédents, à cause de leurs réactions et des conditions dans lesquelles ils se produisent. On peut ranger dans cette catégorie les plaquettes vitellines des œufs, mentionnées précédemment; les grains ou bâtonnets acidophiles des globules blancs; des corps bactéroïdes ou bacilliformes trouvés dans les cellules les plus variées (fig. 78); les rhabdites des Turbellariés (fig. 79), c'est-à-dire de petits corps que ces animaux rejettent à la surface de leur corps pour leur servir de moyens de défense ou d'attaque, etc.

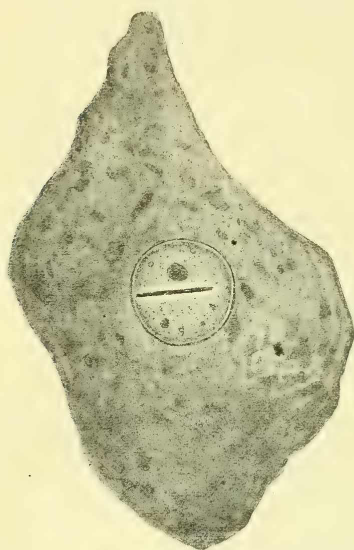


Fig. 75. — *Cellule nerveuse du ganglion cervical supérieur dans le sympathique du Hérisson* (Erinaceus europæus L.), *avec un cristalloïde nucléaire.*

Le cristalloïde a la forme d'un bâtonnet. × 750.

Depuis Nægeli, les cristaux protéiques ont été distingués des autres substances cristallisées par le nom de cristalloïdes, qui, pris à la lettre, signifie que les matières albuminoïdes n'ont que l'image et non point la nature de vrais cristaux. Cette expression de cristalloïde a été employée comme synonyme de cristal imparfait. Mais s'il peut y avoir imperfection dans la forme géométrique d'un cristal, et si l'expression de cristalloïde s'adresse exactement aux cristaux de forme imparfaite, il faut bien se garder de voir dans le cristalloïde un stade intermédiaire entre la matière



Fig. 76. — *Noyaux cellulaires de divers végétaux, contenant des cristalloïdes protéiques*, d'après A. Zimmermann.

amorphe et la matière cristallisée. Un pareil intermédiaire ne peut exister, parce qu'il n'y a dans la nature que des corps amorphes et des cristaux. Le terme de cristalloïde n'a qu'un sens morphologique et non physique, et il conviendrait de l'abandonner pour celui de cristal, qu'on emploiera sans scrupule toutes les fois que la forme nettement régulière permettra de sup-

poser qu'on trouvera à l'examen cristallographique les propriétés caractéristiques de la structure cristalline.

c) *Corps étrangers.* — Les enclaves sont, dans l'immense majorité des cas, des produits de l'activité cellulaire; ce sont là les véritables enclaves. Mais, outre celles-là, on trouve encore fréquemment dans la cellule des corps étrangers. Ceux-ci sont à leur tour de deux ordres.

Ce peuvent être des corps englobés, et ces corps sont très variés. Ici, c'est une Amibe qui engloutit, en l'entourant de ses pseudopodes, une proie vivante, une Diatomée entière. Là, c'est un globule blanc qui englobe des débris de globules rouges du sang, des particules de charbon. Dans tous les cas le corps englobé est considéré comme ayant été mangé par la cellule, qui s'est comportée en *phagocyte*. Cette expression ne doit pas

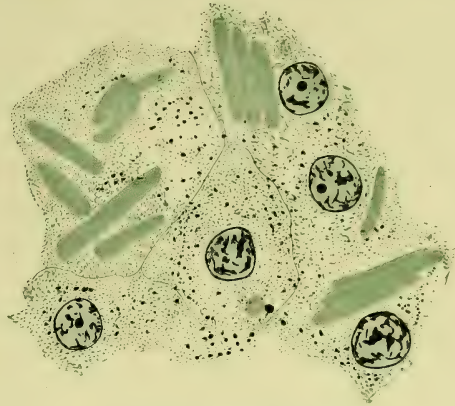


Fig. 77. — *Cellules interstitielles du testicule de l'Homme, avec cristaux de* Reinke. × 300.

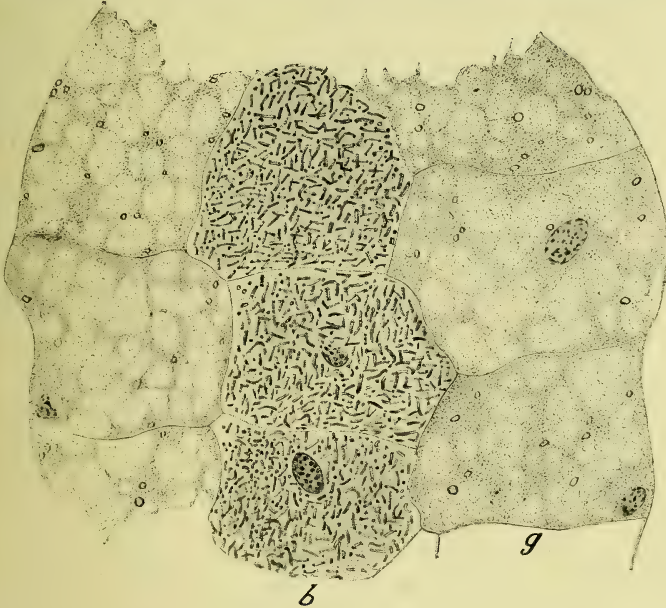


Fig. 78. — *Organe graisseux de la Blatte* (Periplaneta orientalis L.), *avec trois cellules à bactéroïdes. g,* cellules graisseuses et ordinaires. — *b*, cellules à bactéroïdes. × 375.

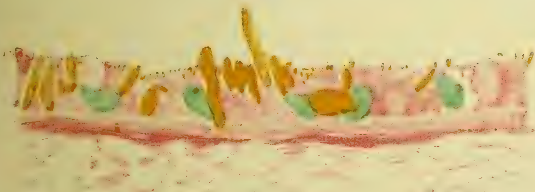


Fig. 79. — *Coupe du tégument chez une Planaire* (Dendrocœl lacteum Oerst) *avec rhabdites.*
Les rhabdites colorés en orangé. × 500.

être prise littéralement, mais n'a que la valeur d'une image. Nous traitons de phagocyte la cellule qui englobe un corps étranger, parce que nous lui supposons un appétit, une faim, un mode d'avaler et de manger semblables au nôtre, et parce que nous sommes enclins à penser, en lui voyant englober quelque chose, que c'est pour le manger. Il s'agit en réalité, dans l'acte de la *phagocytose*, d'un phénomène purement physique, qu'il faut bien éviter de vicier par interprétation anthropomorphique.

En second lieu, on trouve dans le corps cellulaire des êtres vivants, qui y vivent en commensaux ou en parasites, et dont il sera question plus tard.

CHAPITRE II

La membrane cellulaire.

Le corps protoplasmique d'une cellule, au contact du milieu extérieur, ou au voisinage du corps protoplasmique d'une cellule voisine, ou encore autour des corps étrangers de diverse nature qu'il contient, *se modifie superficiellement*, et ne peut du reste demeurer sans modification aucune, avec ses caractères primitifs. Cette modification se traduit dans ces divers cas par *l'apparition d'une membrane*, c'est-à-dire d'une couche plus ou moins différenciée, plus ou moins différente du protoplasma dont elle dérive, et par cela même plus ou moins visible, tantôt sous l'aspect d'une bande à peine distincte, tantôt sous la forme d'une membrane épaisse, résistante, ornée de sculptures. Si le degré de différenciation morphologique qu'offre la membrane peut varier dans des limites aussi étendues, c'est que cette différenciation morphologique n'est elle-même qu'un caractère relativement accessoire de la membrane. Ce qui est essentiel, et ce qui doit la caractériser toujours, du moins la membrane qui entoure des cellules vivantes et qui doit être vivante elle-même, c'est qu'elle jouit d'un pouvoir diosmotique, qu'elle est le substratum des phénomènes osmotiques de la cellule (W. Pfeffer, Wiesner) ; elle est *l'organe de l'osmose cellulaire*, elle est *par suite l'organe de protection de la cellule* ; car le maintien de l'intégrité de la cellule a pour condition première l'équilibre osmotique, réglé par la membrane, entre le contenu cellulaire et le milieu ambiant.

Suivant les conditions de formation et le siège des membranes, il y a trois sortes de membranes à distinguer. Il y a d'abord les membranes (*membranes externes*) qui séparent la cellule du milieu extérieur, liquide ou aérien, où elle est plongée, revêtant sa surface entière dans le cas de cellules libres et mobiles, comme les Protozoaires, comme les globules du sang, tapissant seulement sa surface libre, dans le cas des cellules épithéliales dont une des faces seulement est en contact avec le milieu extérieur. Il y a ensuite les membranes (*membranes cellulaires*) qui séparent, dans un massif cellulaire, les faces contiguës des cellules voisines. Il y a enfin des membranes intérieures (*membranes internes*), par lesquelles le protoplasma se limite vis-à-vis du noyau, des vacuoles et des corps de toute nature que la cellule renferme.

On peut encore distinguer plusieurs sortes de membranes en se plaçant à un autre point de vue, à celui du degré de différenciation atteint par ces

membranes. Et ce nouveau point de vue n'est pas moins important que le premier, qu'il doit précéder.

ARTICLE PREMIER. — FORMATION PREMIÈRE DES MEMBRANES

La première question qui se pose est celle de savoir comment se produit physiquement une membrane. ERRERA et BERTHOLD, partant des théories de physique moléculaire de PLATEAU sur la situation et la forme des lames

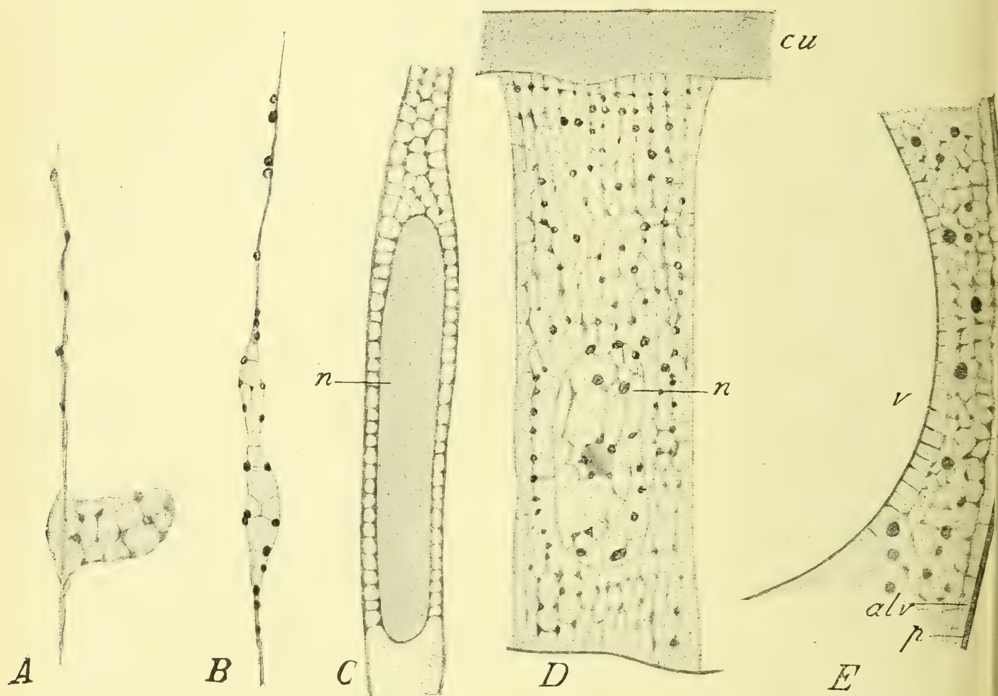


FIG. 80. — *Protoplasma de diverses cellules avec structure alvéolaire,* d'après BÜTSCHLI.

A, Partie d'un fin pseudopode vivant de *Cornuspira.* — B, Filament plasmatique d'un poil de *Tradescantia.* — C, Cellule conjonctive isolée du nerf sciatique de *Rana; n,* noyau. — D, Cellule épidermique de *Lumbricus* ; *cu,* cuticule ; *n,* noyau. — E, Petite Vorticelle vivante ; partie du bord de l'animal dans la région de la vacuole contractile *v* (en coupe optique) ; *p,* pellicule ; *alv,* couche alvéolaire ; au-dessous le protoplasma alvéolaire ; les alvéoles qui avoisinent la vacuole sont aussi disposés en une couche alvéolaire radiée.

liquides dans les mousses savonneuses, ont cherché à appliquer ces principes à la formation physique d'une membrane et ont trouvé une grande analogie entre les « lamelles liquides en équilibre instable » et les parois cellulaires, les unes et les autres se produisant d'après le « principe des plus petites surfaces ». On pourra se représenter la « membrane physique » comme une peau extrêmement mince (*pellicule* de FR. E. SCHULTZE), qui se traduit à l'œil par une ligne fine et nette entourant tout le corps cellulaire. C'est cette pellicule qu'on voit autour du corps d'une Amibe et qu'on dessine en traçant le contour de la cellule.

Cette membrane physique, cette pellicule, n'a pas de structure histologique. Comme la membrane des histologistes est structurée, il est difficile de la prendre pour point de départ des différenciations compliquées, qui conduiront aux membranes les plus parfaites. Ce point de départ, d'ailleurs, a été observé par plusieurs histologistes. Bütschli, étudiant à de très forts grossissements la structure du protoplasma, soit à la surface externe des cellules, soit autour du noyau et des vacuoles, a donné de la membrane externe et des membranes internes l'image microscopique suivante. Au contact du milieu extérieur, du noyau et des vacuoles, on voit les alvéoles du cytoplasme s'allonger, en orientant leur grand axe perpendiculairement à la surface, et se régulariser de façon à constituer par leur juxtaposition une « couche alvéolaire » bien distincte (fig. 80). La couche alvéolaire est une membrane en voie de différenciation. – En examinant chez les Pois-

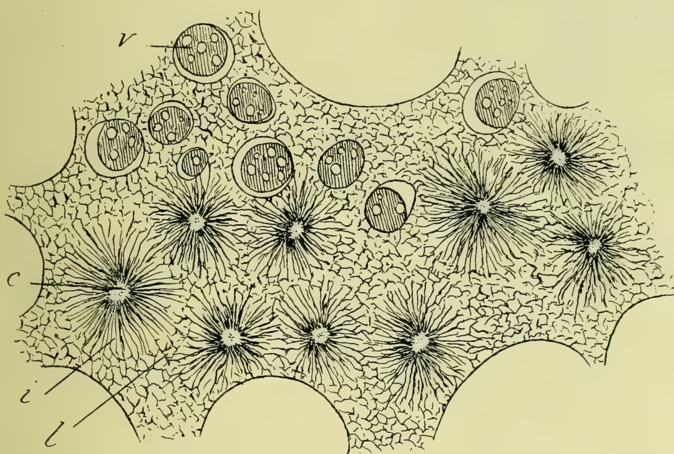


Fig. 81.— *Coupe du disque germinatif d'un embryon de Truite arc-en-ciel* (*membranes limitantes*).
Après un séjour de dix-sept jours dans l'eau, le protoplasma contient un grand nombre d'irradiations *i*, partant de centres (microcentres) *c*. Ces irradiations se confondent par des anastomoses transversales en des couches membraneuses limitantes *l*. Dans la partie supérieure de la figure se trouvent des sphères vitellines *v*, parsemées de vacuoles. × 500. D'après His.

sons osseux le syncytium du périblaste, c'est-à-dire de la masse protoplasmique nucléée qui forme une partie de l'ébauche embryonnaire, His a pu assister à la formation des membranes qui, séparant les territoires cellulaires, les transformeront ultérieurement en cellules délimitées. A la limite et sur tout le pourtour de chacun de ces territoires, il a vu les fibres qui rayonnent du centre de chacun se confondre en un « chemin interstitiel », en une « membrane limitante », formée d'un réseau de fibres, qui est le rudiment de la future membrane séparatrice des cellules (fig. 81). Carnoy et ses élèves (Ide par ex.) avaient depuis longtemps admis que la membrane n'est qu'une portion superficielle du protoplasma cellulaire, dont elle reproduit la structure réticulée.

Les termes de « membrane plasmique », « couche ou membrane limitante », *crusta* (croûte) ont été indifféremment employés pour désigner des formations membraneuses du genre de celles qui viennent d'être citées. On appel-

lera membrane plasmique ou plasmatique celle qui fait intimement corps avec le protoplasma, qui n'a d'autre structure que celle du protoplasma même, et dont la différenciation chimique nulle ou presque nulle ne le distingue pas du protoplasma. La couche ou membrane limitante est une zone superficielle du corps cellulaire assez différente des parties sous-jacentes pour devenir distincte au microscope. F. E. Schultze a créé le nom de *crusta* (croûte) pour désigner une forme de membrane intermédiaire entre la pellicule superficielle d'origine physique et la membrane cellulaire parfaite ; dans cette forme, il n'y a, comme dans la croûte du pain, aucune ligne de démarcation tranchée du côté de l'intérieur entre elle et le cytoplasma, avec lequel elle se confond par une transition insensible. Si peu distincte, au point de vue morphologique, que soit cette sorte de membrane (croûte, membrane limitante ou plasmique), du moins elle doit posséder un pouvoir diosmotique ; elle n'est une membrane que parce qu'elle est le siège de phénomènes diosmotiques (W. Pfeffer).

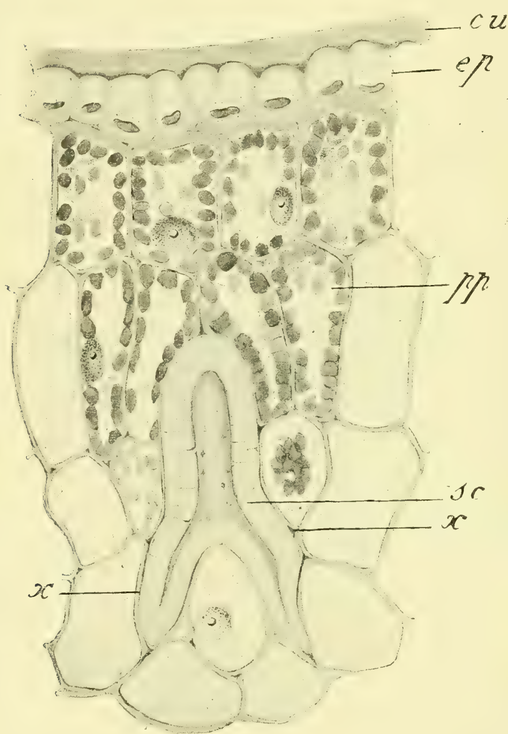


Fig. 82. — *Coupe de feuille de* Camellia japonica, *pour les membranes cellulaires.*

ep, épiderme. — *cu*, cuticule très épaisse. — *pp*, parenchyme vert palissadique ; très légers espaces intercellulaires (méats) entre les cellules. — *sc*, cellule de soutien à membrane très épaissie et perforée (sclérite) ; en *x*, limites des membranes des cellules voisines. × 350.

La membrane périnucléaire, les membranes périvacuolaires, celles qui entourent les corps de toute sorte contenus dans le protoplasma, ne s'élèvent d'habitude pas au-dessus de l'état de pellicule, de croûte, de membrane limitante. Ainsi, autour des vacuoles, il apparaît une pellicule plus sombre et plus colorable que le reste du cytoplasme, qui est la paroi propre de cette vacuole et représente pour de Vries et d'autres auteurs, malgré sa simplicité de constitution, un véritable organe cellulaire, que nous connaissons déjà sous le nom de « tonoplaste » (p. 76). Cependant, certains canaux intracellulaires, qui ne sont que des vacuoles agrandies et différenciées, s'entourent souvent de membranes beaucoup plus parfaites, chez les animaux notamment. D'après Wittlin, les sacs à cristaux d'oxalate de chaux que contiennent certaines cellules se revêtent d'une membrane analogue à la membrane cellulaire, et capable de se différencier comme elle en cellulose, en bois même.

Voici maintenant le cas de véritables membranes cellulaires, qu'on peut opposer à la pellicula ou à la crusta.

Examinons un massif de cellules fixes parvenues à leur état de complète individualisation, nous verrons que ces cellules sont circonscrites par une ligne de contour très accusée ou même par une bande plus ou moins large, qui est la membrane (fig. 82). Bien que les cellules soient contiguës ou même serrées les unes contre les autres, bien que les membranes qui les délimitent leur paraissent le plus souvent communes, on peut cependant faire la part de ce qui, dans cette cloison séparatrice, revient à chacune des cellules, reconnaître la membrane limitante propre de chaque cellule (fig. 82, x). Il existe en effet entre les membranes de deux éléments cellulaires voisins, soit une fente, soit une lame moyenne, intermédiaire, de consistance moindre que celle des membranes proprement dites et de constitution chimique différente, et dont la destruction naturelle ou artificielle laisse une fissure entre les deux membranes. Que la fente qui sépare les cellules revêtues de leurs membranes soit primitive, ou qu'elle soit secondaire et due à la destruction d'une substance intermédiaire, le résultat est le même, c'est l'isolement des cellules et la dissociation possible du massif cellulaire en ses éléments constitutifs.

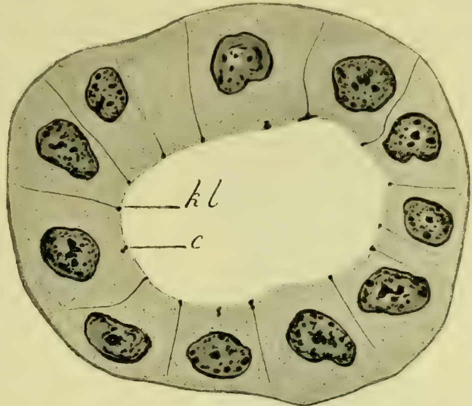


Fig. 83.— *Canal excréteur d'une glande de la langue* (*glande d'Ebner*) *du Hérisson* (Erinaceus europæus L.), *montrant les Kittleisten.*

Kl, Kittleisten (bandes de ciment). – *c*, centrosome bicorpusculaire. × 500.

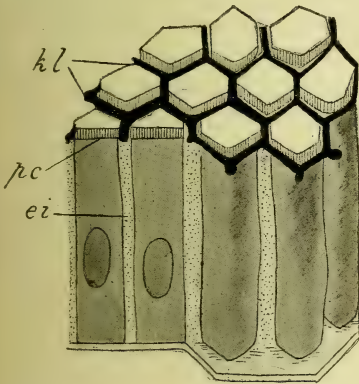


Fig. 84. — *Schéma des Kittleisten.*

Dans le cas d'un épithélium cylindrique tel que celui de l'intestin. — *Kl*, Kittleisten, formant autour de chaque cellule un cadre et constituant dans leur ensemble un réseau qui ferme les espaces intercellulaires *ei*. — *pc*, plateau cuticulaire qui surmonte chaque cellule. Les deux cellules de gauche sont supposées sectionnées suivant leur axe longitudinal. Celles de droite, vues en totalité, ont la forme de prismes. D'après Stoehr.

Nous connaissons déjà cette fente creusée entre deux cellules voisines, sous le nom d'espace intercellulaire, et nous savons que cet espace peut être traversé par des filaments protoplasmiques, anastomotiques des deux cellules, que nous avons appelés ponts intercellulaires. Dans les épithéliums, c'est-à-dire dans les revêtements qui tapissent la surface de l'organisme et celle des cavités dont il est creusé, la fente intercellulaire est fermée du côté de l'extérieur par une bande de substance spéciale, qui encadre la sur-

face libre de la cellule épithéliale (fig. 84; voir aussi fig. 149). Sur les coupes verticales des épithéliums, c'est-à-dire parallèles à l'axe des cellules, ce cadre se présente en coupe transversale deux fois, de chaque côté de la surface libre de la cellule, sous la forme de deux points électivement colorables, qui terminent l'espace intercellulaire ou qui, à son défaut, surmontent la membrane séparatrice des deux cellules voisines (fig. 83). BONNET, ZIMMERMANN, COHN reconnurent la véritable signification de ces deux points, déjà décrits auparavant (PRENANT), et montrèrent qu'ils étaient la section transversale d'un cadre complet entourant la cellule (fig. 84). On a donné à cette formation le nom de *Schlussleiste*, « bande de fermeture », parce qu'elle ferme du côté extérieur l'espace intercellulaire ; on l'a appelée aussi *Kittleiste*, « bande cimentante » supposant que sa matière, dont on ne connaît du reste pas d'autres caractères que sa chromaticité très marquée, est une espèce de ciment.

Fig. 85. — *Plaque cellulaire, avec dermatosomes, de la cellule du sac embryonnaire chez* Aucuba japonica.

La cellule est dans la période finale de la division (télophase); les deux noyaux *n*, *n* des futures cellules-filles sont constitués. — *pf*, plaque fusoriale, formée à la limite des deux cellules et constituée par de petits grains, les dermatosomes *d*. × 500, d'après une préparation de G. LE MONNIER.

Les membranes qui limitent les cellules à l'état définitif ne sont que *secondaires*. Une membrane *primaire* a paru de bonne heure entre deux cellules-sœurs, c'est-à-dire issues dé la division récente d'une même cellule-mère, sous la forme d'un trait fin, la *plaque cellulaire*, dont le mode de formation sera étudié plus tard avec la division cellulaire (fig. 85). Que pour le moment il suffise de dire que la membrane primaire est formée par la soudure de granules spéciaux, les *dermatosomes*, constitués par un protoplasma spécial, dit *dermatoplasma* (STRASBURGER, WIESSNER); elle est donc de nature protoplasmique. La plaque cellulaire n'est d'ailleurs pas l'ébauche nécessaire de toute membrane primaire; elle ne se rencontre que dans la division des cellules végétales et de quelques cellules animales. La membrane primaire, une fois formée, se comporte ensuite différemment. Au point de vue chimique, elle ne reste jamais identique à ce qu'elle était tout d'abord, et se modifie chimiquement de façon variable. Au point de vue morphologique, elle peut se cliver en deux lames ou membranes secondaires, une pour chaque cellule, par le développement d'une

fente ou espace intercellulaire. Ou bien elle persiste en se modifiant et devient une sorte de plan directeur, appelé *lamelle moyenne*, sur les deux faces duquel les deux cellules contiguës déposent des couches membraneuses qui leur sont propres (fig. 86). Dans l'un et dans l'autre cas, la jeune cellule est maintenant limitée de toutes parts, même vis-à-vis de ses congénères, par une membrane propre qui entoure complètement le corps cellulaire.

Telles sont, rapidement exquissées, les différentes circonstances de la formation primaire des membranes.

Une remarque est ici nécessaire. Dans ce qui précède, une question, longtemps et encore aujourd'hui très controversée, se trouve résolue dans un certain sens. Il s'agissait de savoir si la cellule sécrétait la membrane, en déposait une à une les molécules constituantes à sa surface, ou si, pour la constituer, la couche superficielle du corps protoplasmique se transformait, s'il y avait, en d'autres termes, sécrétion ou différenciation de la membrane. C'est le second processus que STRASBURGER, CARNOY, GILSON et leurs élèves, ont admis, et c'est celui que nous avons supposé se passer.

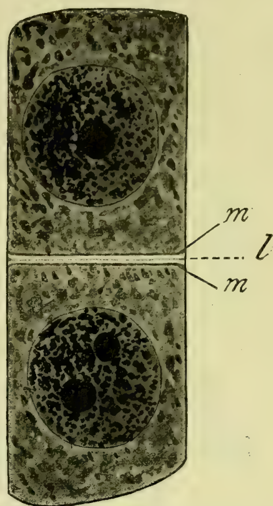


FIG. 86. — *Clivage de la memorane primaire et formation de la lamelle moyenne (figure demi-schématique, d'après une coupe du cône végétatif dans la racine d'*Allium cepa*).*

l, lamelle moyenne. — *m*, couches membraneuses néoformées, par clivage de la membrane primaire.

La membrane une fois formée, on discute encore beaucoup sur son mode d'accroissement, tant en surface qu'en épaisseur. Tandis que NAEGELI croyait qu'elle s'augmentait par l'intercalation de nouvelles molécules venant se placer entre celles qui existent déjà, STRASBURGER a pensé qu'elle devait son accroissement au dépôt de nouvelles couches s'ajoutant aux anciennes. Il est possible que les deux mécanismes, celui de *l'intussusception* et celui de *l'apposition* interviennent concurremment dans l'accroissement de la membrane de la cellule.

2° DIFFÉRENCIATION DE LA MEMBRANE

TRANSFORMATION CHIMIQUE, ÉPAISSISSEMENT ET ORNEMENTATION

A. **Caractères généraux, chimiques et morphologiques, des membranes différenciées.** — La membrane, au premier début de son existence, ne diffère guère du protoplasma ; c'est une substance albuminoïde ; sa structure est souvent celle même du protoplasme. Mais il est rare que dans des cellules adultes et surtout âgées, la membrane conserve, avec sa structure primitive, sa minceur et sa composition chimique originelles ; elle cesse donc dans la plupart des cas d'être une membrane mince, de nature albuminoïde et de structure par exemple réticulée. En d'autres termes, elle se

différencie en se modifiant chimiquement, en s'épaississant, en prenant une structure particulière.

C'est chez les végétaux qu'on trouve les modifications chimiques les plus profondes et les plus variées.

La membrane y prend de si bonne heure des caractères chimiques nouveaux qu'on ne peut presque pas dire qu'il y a une membrane protoplasmique chez les plantes. Les membranes cellulaires très jeunes et très minces encore, en voie d'accroissement rapide, sont formées dans toute leur épaisseur de *cellulose*; elles sont très perméables à l'eau, mais difficilement gonflées, peu extensibles, très élastiques ; comme réaction microchimique caractéristique, elles bleuissent par le chloro-iodure de zinc ou par l'iode et l'acide sulfurique (la membrane cellulaire des tubes de Champignons exceptée).

Toute membrane séparatrice de deux cellules adultes dans un tissu végétal peut être considérée comme formée des parties suivantes : 1° Une *lamelle moyenne*, généralement mince, commune aux deux cellules, formée par la membrane primaire, qui s'est enrichie de couches secondaires; 2° des *lamelles propres* à chaque cellule, situées de chaque côté de la lamelle moyenne, et souvent fort épaisses ; 3° d'une façon inconstante, des *lamelles internes*, habituellement peu épaisses, qui sont propres à chaque cellule et en tapissent directement la cavité (fig. 87).

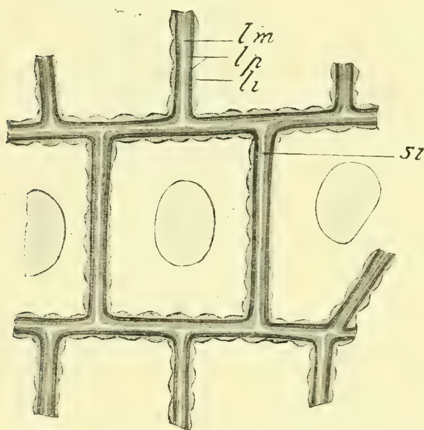


FIG. 87. — *Schéma des lamelles qui composent la membrane cellulaire chez les végétaux.*

lm, lamelle moyenne. — *si*, substance intercellulaire formée par l'ensemble des lamelles moyennes qui séparent les cellules. — *lp*, lamelles propres, formées de deux zones concentriques distinctes. — *li*, lamelles internes.

Au point de vue de leur composition chimique, les membranes cellulaires végétales les plus répandues sont constituées essentiellement par des hydrates de carbone condensés, à poids moléculaire élevé, de consistance solide, auxquels peuvent être surajoutées d'autres substances secondaires. Les polysaccharides des membranes végétales sont des pentosanes ou des hexosanes, c'est-à-dire des corps condensés capables de fournir par leur dédoublement hydrolytique, au moyen des acides étendus ou de certains ferments, des sucres en C^5 (pentoses) ou en C^6 (hexoses). De là toute une série de substances variées, formant un groupe naturel, mais se distinguant les unes des autres suivant qu'elles donnent parmi leurs produits de dédoublement de l'arabinose, comme les arabanes, du xylose, comme les xylanes, du galactose, comme les galactanes, du glucose (dextrose), comme les dextranes, du mannose, comme les mannanes, etc. Les hydrates de carbone des membranes cellulaires peuvent d'ailleurs fournir à la fois plusieurs des sucres cités, qu'ils résultent de la condensation de plusieurs hexoses entre eux (mannogalactane du bois des Conifères), ou

même de condensations mixtes entre des pentoses et des hexoses (gomme des cerisiers).

Parmi tous ces polysaccharides, les plus répandus sont les *celluloses*, formées par la condensation de plusieurs molécules d'hexoses, de glucose ordinaire principalement. Les celluloses ou, pour désigner d'un seul mot ce qui est vraisemblablement un groupe de substances proches les unes des autres, la cellulose, dont la molécule semble plus condensée que celle de l'amidon, ne bleuit pas comme celui-ci par l'iode appliqué directement, mais seulement après qu'elle a été attaquée et hydratée déjà par un agent tel que le chlorure de calcium ou mieux de zinc, ou l'acide sulfurique. De là vient l'emploi courant, dans la technique d'histologie végétale, du chlorure de zinc iodé ou de l'acide sulfurique iodé qui bleuissent les membranes cellulosiques. La cellulose fixe bien les colorants de nature acide. Elle n'est pas soluble dans les alcalis étendus et ne se dissout que très lentement dans les acides étendus et chauds. Mais elle est relativement bien soluble dans le réactif cupro-ammoniacal de SCHWEITZER, d'où on peut la reprécipiter par dilution, ce qui a permis à GILSON d'obtenir la cellulose cristallisée en sphérules d'aiguilles à l'intérieur même des cellules de la moelle de sureau ou d'objets analogues. Les membranes cellulosiques présentent d'ailleurs une biréfringence qui pourrait être due à des tensions mécaniques inégales, mais qui peut très bien cependant provenir d'un état cristallin de la cellulose lentement accumulée par les cellules à leur périphérie.

Certaines membranes, telles que celles des Champignons, ne se colorent pas en bleu par le chlorure de zinc iodé, ni par l'acide sulfurique iodé. Elles semblent formées de cellulose plus condensée que les variétés ordinaires, car un commencement d'hydrolyse leur donne la propriété de bleuir. On a désigné ces substances du nom de « *mycosine* », « métacellulose », « paradextrane », etc.

Une autre variété d'hydrate de carbone est la *callose*, que l'on voit renforcer en certains points les membranes de certains organes végétaux, et la paroi des tubes à mycosine de divers Champignons. Elle paraît voisine de la cellulose, mais l'iode la colore seulement en jaune dans les conditions où la cellulose prend une teinte bleue ; divers autres caractères encore l'en différencient.

La lame moyenne des membranes de deux cellules végétales contiguës est formée au contraire de substances où prédominent les pentoses et leurs produits de condensation. Ce sont les matières qu'on a qualifiées de *matières pectiques*, surtout étudiées par MANGIN (pectine, pectose, acide pectique, acide métapectique), dont il existe un certain nombre de formes, assez instables et passant facilement de l'une à l'autre, mais présentant le caractère général de donner par hydrolyse des sucres en C^5. Ces matières pectiques sont solubles, ou tout au moins se gonflent énormément dans les alcalis dilués et dans certains sels neutres ; on voit souvent, au cours de la végétation, les membranes pectiques se gonfler, devenir visqueuses et se désagréger, provoquant ainsi le décollement et la séparation des cellules qu'elles unissaient primitivement. Les membranes pectiques ne bleuissent pas par l'iode, même en présence de $ZnCl^2$ ou H^2SO^4, et ne se dissolvent pas dans le réactif de SCHWEITZER.

On ne peut éloigner des matières pectiques, au point de vue chimique, les mucilages et les gommes qui proviennent d'une transformation sur place, d'une sorte de fonte des membranes cellulosiques, et dont l'hydrolyse donne généralement à la fois des pentoses (arabinose surtout) et des hexoses (galactose, etc.).

La différenciation chimique de la membrane la plus fréquente dans les cellules végétales est la transformation cellulosique. Mais, dans beaucoup

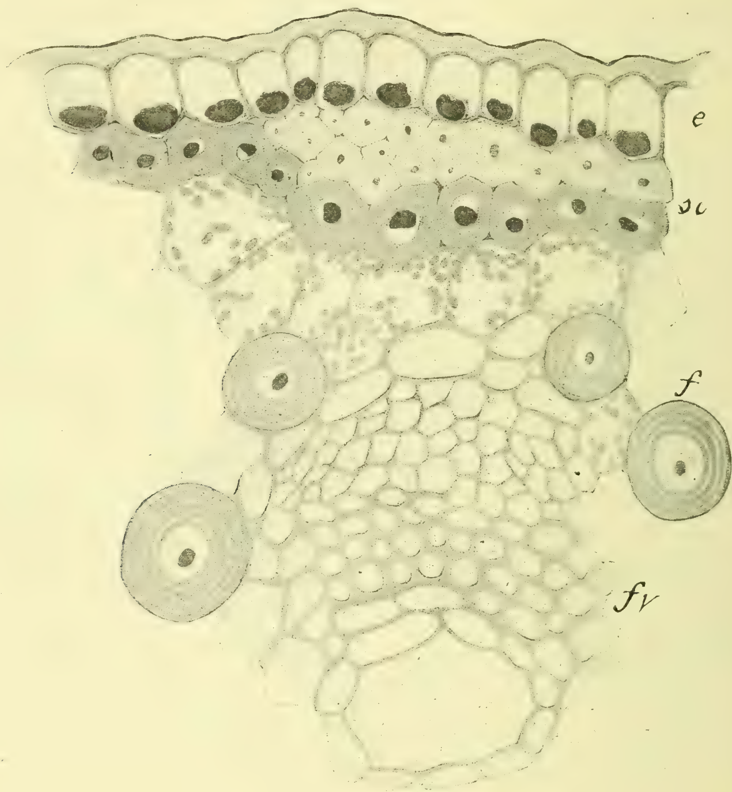


Fig. 88. — *Coupe de la feuille du* Dioon edule (*Cycadée*) *avec fibres épaissies à parois stratifiées.*
e, épiderme, avec cuticule. — *sc*, sclérenchyme sous-épidermique. — *fv*, faisceau vasculaire. — *f*, fibres libériennes épaissies, coupées transversalement, à paroi formée de strates alternativement claires et foncées, accolées au faisceau vasculaire. × 250.

d'autres, elle subit une transformation chimique différente ; on la voit alors se transformer tantôt en cutine ou chitine, tantôt en liège ou suber, ailleurs en bois, ailleurs encore en matière gélifiable ou bien en vrai mucilage ; d'où les membranes chitinisée, subéreuse, lignifiée, collenchymateuse, mucilagineuse.

Chez les animaux, la différenciation chimique est bien moins variée que chez les plantes ; le nombre des espèces chimiques de membranes y est assez faible. Parmi ces espèces, il faut en première ligne citer la *membrane chitinisée*, dont il sera question plus loin et que présentent une foule de cellules épithéliales. En outre, doit être mentionnée la *membrane cornée* ou

kératique des cellules épidermiques des Vertébrés, que nous retrouverons avec le tissu épidermique. Enfin, outre qu'il existe chez les Dinoflagellés une membrane cellulosique, le manteau des Tuniciers est formé par une couche puissante de cellulose spéciale (« tunicine ») ; elle n'est autre que la membrane modifiée des cellules épidermiques et n'est nullement, comme on l'avait cru, le produit des cellules conjonctives qu'on trouve dans son épaisseur ; car ces cellules ont émigré dans le manteau cellulosique déjà formé (KOWALESWKY).

Les transformations chimiques de la membrane s'accompagnent forcément d'un changement dans ses propriétés physiques, notamment dans ses qualités optiques et osmotiques. Comme maintenant ces transformations physiques et chimiques n'intéressent pas nécessairement la totalité de l'épaisseur de la membrane, mais qu'elles peuvent se produire par couches et affecter différemment des couches successives de la membrane, il en résultera souvent des lamelles superposées, de constitution chimique et de propriétés physiques différentes. On appellera *lamelle*, suivant la proposition de SACHS et de GILSON, toute couche de la membrane qui diffère par ses propriétés chimiques (et physiques) des couches auxquelles elle est contiguë. Une couche B sera plus cutinisée par exemple, plus réfringente et plus impénétrable que la couche précédente A, mais moins que la couche suivante C ; ce seront trois lamelles de la membrane. L'épaississement et l'ornementation de la membrane marchent de pair avec ses transformations chimiques. L'épaississement est uniforme dans certains cas (spores, quelques grains de pollen, membrane de certaines Algues, cellules et fibres épaissies en éléments scléreux) (fig. 88, *f*) ; dans les cellules scléreuses qui forment le tissu de soutien nommé « sclérenchyme », l'épaississement de la membrane, en progressant toujours vers l'intérieur, arrive à annihiler presque complètement la cavité cellulaire (fig. 88, *sc*).

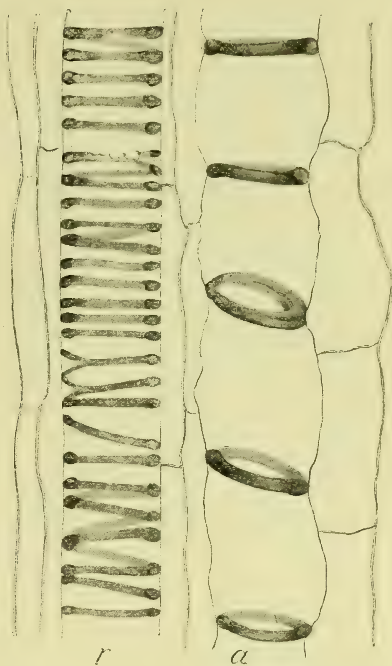


FIG. 89. — *Vaisseaux annelé et rayé de la tige de* Tradescantia virginica. × 175.

L'inégalité et la localisation de l'épaississement sont au contraire portées au plus haut point dans le cas de la formation des cystolithes des Ficus ; là on voit la membrane s'épaissir considérablement en un endroit seulement, en donnant naissance à un appendice cellulosique, suspendu dans la cavité cellulaire, qui grossit de plus en plus en s'incrustant de plus en plus aussi de carbonate de chaux (fig. 105).

Le plus habituellement, l'épaississement de la membrane se produit en plusieurs endroits à la fois.

Deux cas principaux sont alors à distinguer. Tantôt la plus grande étendue de la membrane demeure mince, si bien que les parties épaissies forment des reliefs, des ornements ou sculptures qui font saillie à l'extérieur ou proéminent dans la cavité cellulaire, selon que l'épaississement s'est fait vers le dehors ou vers l'intérieur de la cellule. Dans ce cas, où le fond de la membrane demeure mince, les ornements sont de forme variée. Ce sont des verrues ou des épines dans la membrane de beaucoup de spores et de grains de pollen (fig. 97). Ce sont des rubans, soit anastomosés en réseaux, soit disposés en anneaux séparés, ou en bandes enroulées en hélice sur une étendue plus ou moins grande, comme dans les « vaisseaux annelés et rayés » (fig. 89). Il peut arriver que les bandelettes de membrane mince qui séparent ces rubans épaissis se déchirent ou se résorbent, ce qui a pour effet de mettre les épaississements en liberté ; ainsi prennent naissance les vaisseaux spiralés dits « trachées déroulables », parce qu'on peut dérouler sur une grande étendue leur ruban d'épaississement. Lorsque la majeure partie de la membrane s'épaissit et qu'elle ne reste mince qu'en des endroits limités, ces endroits, ménagés en creux sur le fond généralement épaissi de la membrane, apparaissent vus de face comme des « ponctuations », de forme variable, et vus en coupe comme des dépressions plus ou moins profondes et plus ou moins étroites. Le bois des Conifères offre des cellules munies d'une « ponctuation aréolée » spéciale ; sur une vue de face, on aperçoit les ponctuations aréolées comme des plages arrondies à double contour (fig. 90), dont on comprend la raison d'être quand on examine des coupes de ces plages, de ces ponctuations ; on voit alors (fig. 91) que le fond de la ponctuation est formé par une mince membrane, légèrement épaissie en son milieu, qui sépare les deux éléments voisins, et que ce fond est surplombé du côté de l'un et de l'autre éléments par un relèvement

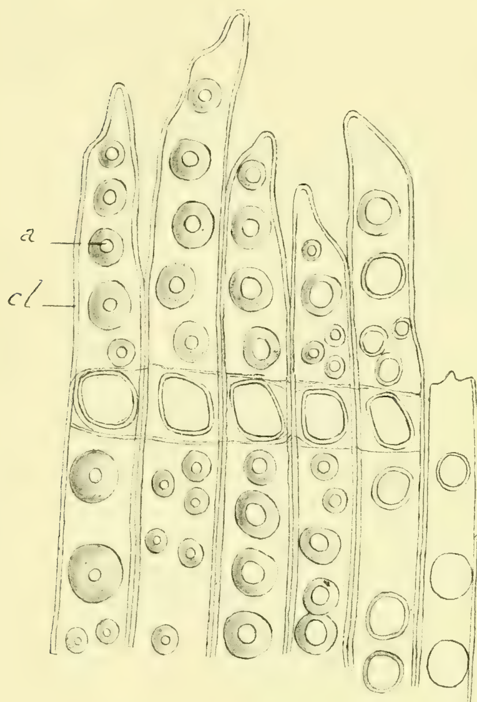


Fig. 90. — *Coupe longitudinale radiale à travers le bois d'une branche de* Pinus sylvestris, avec ponctuations aréolées dans la paroi des cellules.

cl, cellules ligneuses. – *a*, ponctuations aréolées. × 550. D'après Sachs.

annulaire de la membrane épaissie. Dans les cellules scléreuses, la membrane étant très épaisse, les ponctuations sont très profondes et affectent la forme de longs et étroits diverticules de la cavité cellulaire ; il arrive même souvent que le fond de ces diverticules se détruise, donnant ainsi lieu à des canaux perforants qui traversent de part en part la paroi cellulaire (fig. 92).

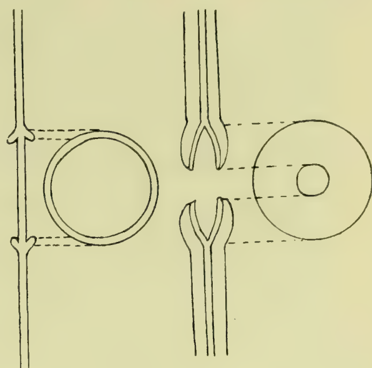
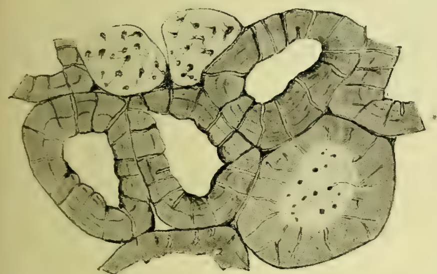


Fig. 91.— *Figure théorique représentant la coupe de deux ponctuations aréolées, l'une jeune* (A), *l'autre plus âgée* (B).

B. **Principales sortes de membranes différenciées.** — Il faut à présent passer brièvement en revue les principales sortes de membranes différenciées.

a) *Membranes cellulosiques. Collenchyme.* — Les membranes cellulosiques peuvent tout d'abord se différencier par épaississement pur et simple, et parfaitement régulier. Il en est ainsi pour la paroi de certaines Algues filamenteuses (*Cladophora*). Fréquemment, l'épaississement est réalisé par le dépôt de strates de nature différente, alternativement claires et obscures ; c'est ce qu'on observe dans les cellules allongées en fibres qui forment dans beaucoup de plantes le liber des faisceaux vasculaires (fig. 88). La paroi de ces fibres, en même temps qu'elle est devenue très épaisse, a acquis une grande dureté qui fait que ces fibres, sans changer de nature chimique, deviennent rigides et forment les éléments d'un tissu de soutien, le *sclérenchyme* (fibres scléreuses du Lin, par ex.).


Fig. 92. — *Enveloppe (péricarpe) de la Noisette* (Corylus avellana).
Cellules à paroi épaissie et perforée. ×150.

Dans le cas d'un grand nombre de plantes (Ombellifères, Labiées, etc.) et notamment dans les parties de la plante qui doivent servir d'organes de soutien et de réservoirs d'eau, il arrive fréquemment que les membranes cellulaires subissent, soit sur toute la surface, soit plutôt aux angles de la cellule seulement, un épaississement notable ; les membranes, tout en demeurant de nature cellulosique, changent de caractère physique, deviennent brillantes et nacrées et capables de se gonfler en absorbant de l'eau (fig. 93). On appelle *collenchyme* le tissu dont les membranes ont subi cette modification ; c'est un tissu de soutènement tout différent de ce qu'était le sclérenchyme.

b) *Membranes chitinisées et cutinisées. Carapace. Cuticule.* — Il arrive très fréquemment que la membrane soit chitinisée chez certains groupes d'animaux, cutinisée chez les végétaux. C'est la face libre de la cellule

celle qui est en contact avec le milieu extérieur, qui seule est le siège de cette transformation. Aussi les membranes chitinisées et cutinisées forment elles au point de vue morphologique, un groupe assez spécial parmi les membranes différenciées; mais l'état actuel des connaissances chimiques, bien que très imparfait, oblige à diviser ce groupe en deux sections au moins, suivant qu'il s'agit de la chitine animale ou des membranes végétales cutinisées.

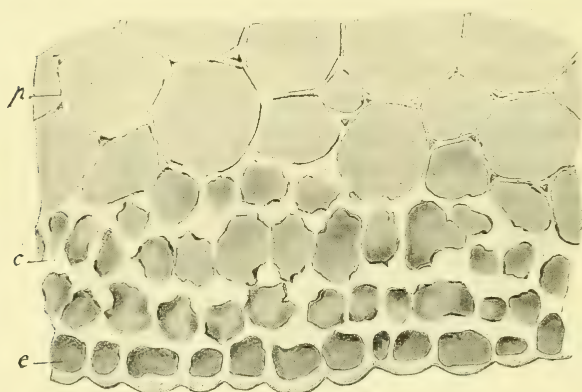


Fig. 93. — *Coupe du pétiole d'*Acanthus mollis, *pour le collenchyme.* e, épiderme. — c, collenchyme. — p, parenchyme ordinaire. × 250.

La chitine des animaux (ou les chitines ?), qui atteint chez les Arthropodes son développement typique, mais qui se trouve aussi, dans d'autres groupes et même chez certains Champignons (Gilson), n'est pas, comme on l'a dit à tort, une substance protéique, bien qu'elle existe probablement dans la membrane à l'état de combinaison avec une substance protéique. La chitine elle-même ne serait pas fort éloignée de la cellulose, car elle semble constituée essentiellement par la condensation de nombreuses molécules de sucres aminés, comme la cellulose est formée de sucres simples condensés. De même que l'hydrolyse de la cellulose par les acides étendus et chauds fournit du glucose, de même la chitine donne dans les mêmes conditions de la *glucosamine* (chitosamine)

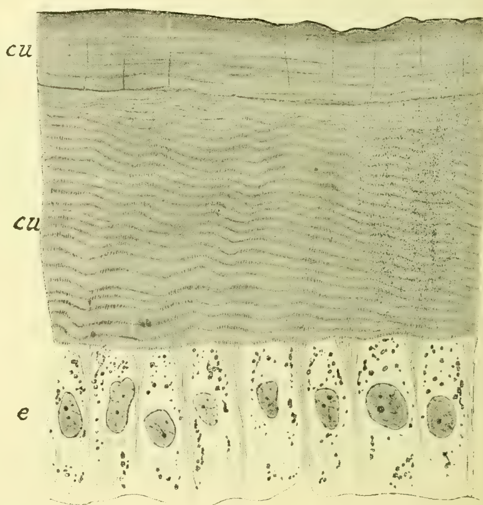


Fig. 94. — *Cellules épidermiques et cuticule d'un Crabe* (Xantho floridus Mont). D'après une préparation de L. Cuénot.

e, cellules épidermiques chargées de pigment, ayant produit entre elles des espèces de colonnes striées. — cu, cuticule décomposée en plusieurs zones : la zone profonde, large et divisée en bandes horizontales successives, striées verticalement; la zone moyenne, avec des stries horizontales; la zone superficielle, à peu près lisse, offrant des lignes verticales qui permettent de distinguer les portions de la cuticule fournies par les diverses cellules. × 498.

$C^6H^{11}O^6AzH^2$. Mais, comme cette décomposition fournit aussi de l'acide acétique, la chitine doit être plus complexe, et la glucosamine condensée ne représente probablement qu'un noyau sur lequel viennent se souder d'autres groupes atomiques. La chitine est insoluble dans les dissolvants neutres ; elle n'est attaquée ni par les alcalis, ni par les acides dilués. L'iode la colore soit en violet, soit en brun ou même seulement en jaune, suivant les échantillons, correspondant vraisemblablement à des espèces chimiques distinctes.

Dans le tégument externe des Arthropodes, la couche chitineuse atteint une épaisseur considérable. Telles sont (fig. 94) les cellules de l'épiderme d'un Crabe; on y voit que chaque cellule est surmontée d'une bande épaisse, décomposée en plusieurs zones. Quand, dans tout un revêtement épithélial, soit externe soit interne (peau ou intestin), les membranes des faces libres des cellules sont ainsi chitinisées, toutes ces membranes cellulaires individuelles sont soudées par leurs bords en une pellicule étendue, la *cuticule*. Dans la figure 94, on reconnaît encore les territoires cuticulaires correspondant aux cellules voisines, de sorte que la fusion en une cuticule absolument continue n'est pas complète. Lorsque la cuticule acquiert avec une forte épaisseur une très grande solidité, elle devient une *carapace* (Arthropodes). La cuticule tombe tout d'un coup quand l'animal *mue*, par grands lambeaux ou tout entière.

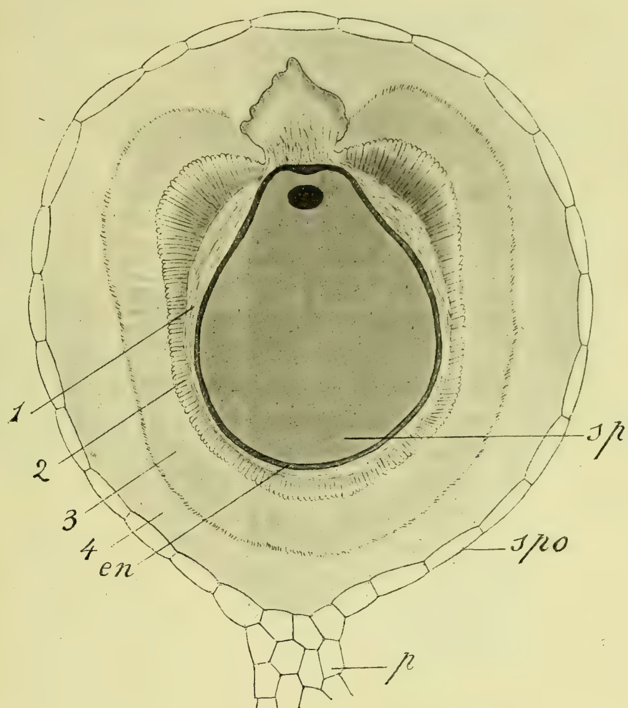


FIG. 95. — *Macrospore de* Pilularia globulifera, *avec endospore et exospore.* *sp*, la spore. — *en*, endospore cellulosique. — 1, 2, 3, 4, quatre couches successives et différemment constituées de l'exospore cuticulaire. — *spo*, sporange et son pédicelle *p*. D'après MEUNIER.

La cutinisation s'observe aussi dans la membrane de beaucoup de cellules végétales, soit sur la totalité de cette membrane, comme dans les grains de pollen, soit, comme dans le cas des cellules épidermiques, sur la face libre seulement. Mais chez les végétaux la *cutine* ne semble pas renfermer d'azote ; bien que peu connue, elle paraît moins riche en oxygène que les hydrates de carbone, et se rapprocherait donc beaucoup plus des graisses, des cires, des caoutchoucs, que des celluloses.

Dans les grains de pollen, la membrane se divise, comme on le sait, en deux enveloppes superposées, l' « intine » et l' « exine », qui sont de nature chimique différente, la première cellulosique, la seconde chitinisée ; les deux enveloppes se séparent l'une de l'autre sous certaines influences. La membrane des spores se décompose aussi de la même façon en deux strates dont l'externe ou « exospore » est transformée seule en chitine, tandis que l'interne, dite « endospore », a conservé sa nature cellulosique (fig. 95). Dans les cellules épidermiques, la chitinisation atteint le plus habituellement la couche la plus externe seule de la face libre de la cellule ; mais elle peut aussi s'étendre plus profondément et même gagner les faces latérales de la cellule. Ainsi, dans la nervure de la feuille du Houx (fig. 96), on voit que la membrane de chaque cellule se compose de deux enveloppes : l'interne, cellulosique ; l'externe, cutinisée ; celle-ci se décompose à son tour en deux assises, dont la plus interne n'est pas limitée à la face superficielle, mais pénètre aussi entre les faces latérales de la cellule, tandis que l'externe passe superficiellement d'une cellule à l'autre, en constituant une vraie cuticule. Cette cuticule superficielle, commune à toutes les cellules épidermiques, peut se détacher sur toute l'étendue d'une feuille, à la suite de la macération par exemple.



Fig. 96. — *Epiderme de la feuille du Houx* (Ilex aquifolium).

ep, cellules épidermiques. — *m*, membrane cellulosique. — *c*, *c'*, les deux couches de la cuticule. — *e. l*, épaississements latéraux de la cuticule. × 250.

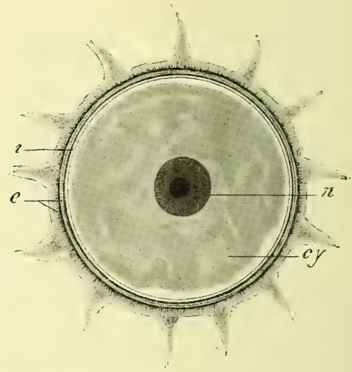


Fig. 97. — *Jeune grain de pollen* d'Althæa rosea.

e, exine hérissée d'épines et paraissant striée à cause des pores qui la traversent. — *i*, intine, mince. — *cy*, cytoplasme un peu rétracté à l'intérieur de l'intine. — *n*, noyau et nucléole. × 250.

La cuticule est souvent ornée de reliefs, percée de trous, sculptée de toutes façons. Telle est chez les plantes l'exine des grains de pollen, couverte sur sa face externe d'épines, de crêtes, de verrues, de bandes, traversée par des pores qui servent à distinguer le pollen des diverses espèces (fig. 97). Telle est, chez les animaux, la cuticule poreuse du tégument des Arthropodes, puissamment épaissie et percée de

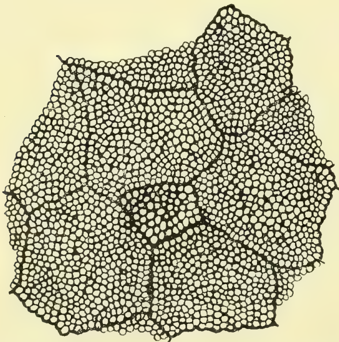


Fig. 98. — *Cuticule poreuse d'une larve de* Petromyzon Planeri. Vue de face. × 500.

canaux poreux qui en traversent toute l'épaisseur, celle de l'épiderme de Petromyzon, etc. (fig. 98).

En outre, la cuticule donne lieu fréquemment à des expansions de forme variée, qui, par leur importance, deviennent presque des parties distinctes, telles que crochets, épines, que nous retrouverons quand de nouveau nous aurons, dans le chapitre des téguments, à nous occuper de la cuticule.

c) *Membrane subérisée. Liège ou suber.* — On peut rapprocher de la cuticularisation la subérification de la membrane, qui se transforme alors en une substance extensible, très élastique, imperméable ou très peu perméable à l'eau et ne se gonflant pas. C'est ce qui arrive dans la formation du « liège », ou « suber », constitué de cellules à paroi mince mais transformée et par cela même protégeant d'une façon très efficace les parties sous-jacentes de la plante (fig. 99). Tantôt, comme dans la couche de tissu appelée liège, la membrane tout entière de la cellule se trouve modifiée ; tantôt, comme dans l'assise protectrice qui enveloppe le cylindre central et qu'on nomme *endoderme*, la modification est le plus souvent partielle ; la cellule offre alors sur ses faces radiales une bande subérifiée, plissée, qui forme une sorte de cadre résistant tout autour de la cellule (fig. 100).

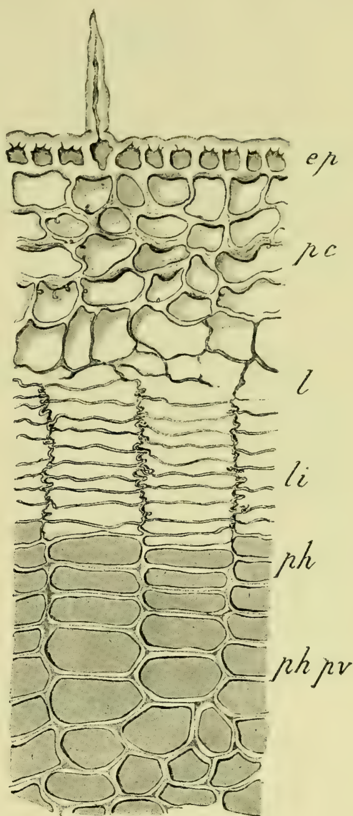


Fig. 99. — *Formation du liège dans un rameau de l'année du Groseillier noir* (Ribes nigrum). Partie périphérique de la coupe transversale du rameau.

ep, épiderme avec un poil. — *pc*, parenchyme cortical destiné à être exfolié par suite de l'accroissement de la tige. — *l*, ligne suivant laquelle se fait la déchirure. — *li*, liège ou périderme. — *ph*, phellogène ou assise produisant du liège en dehors, du parenchyme en dedans. — *ph*, *pv*, phelloderme ou parenchyme vert. × 250.

d) *Membrane lignifiée. Bois. Sclérenchyme.* — La lignification est un autre procédé de transformation et de durcissement de la membrane. La substance qui résulte de cette transformation, c'est-à dire la « lignine », est colorable par le chloro-iodure de Zn en jaune, en rose par la fuchsine, en rouge par la phloroglucine additionnée d'acide chlorhydrique, insoluble dans le réactif de Schweitzer, mais soluble dans la potasse et l'acide azotique. Les membranes qui ont subi la lignification sont épaissies, soit régulièrement, soit plus habituellement d'une façon irrégulière, offrant des ornements variés, des ponctuations ou des reliefs. Un grand nombre de cellules scléreuses de soutien ont leur paroi lignifiée, profondément ponctuée, et même perforée de canaux radiés qui traversent toute l'épaisseur de la membrane (fig. 92) ; il y a donc, outre le sclérenchyme

cellulosique un sclérenchyme ligneux (fibres scléreuses textiles du Jute, de l'Alfa, etc.). Mais c'est dans le bois des faisceaux vasculaires que la membrane lignifiée revêt les formes les plus curieuses. Tantôt elle est simplement ponctuée « vaisseaux ponctués » ou présente ce mode particulier de ponctuation, la « ponctuation aréolée », qui distingue le bois des Conifères.

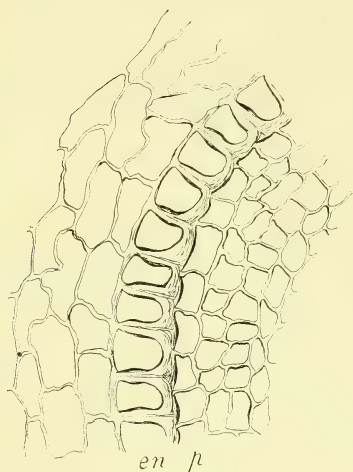


Fig. 100. — *Portion de la coupe transversale d'une racine d'*Iris florentina *montrant les épaississements de l'endoderme.*

en, endoderme. — *p*, péricycle. × 250.

Ailleurs la membrane est rayée de bandes d'épaississement différemment disposées, simplement rayée dans les vaisseaux d'un grand nombre d'arbres, offrant des bandes superposées comme les bâtons d'une échelle dans les « vaisseaux scalariformes » si abondants chez les Cryptogames vasculaires; ou bien elle présente un réseau formé par des bandes d'épaississement anastomosées (« vaisseaux réticulés »); ou bien cerclée de distance en distance seulement par des anneaux d'épaississement (« vaisseaux annelés »); ou enfin parcourue par une bande épaissie spiralée (« vaisseaux spiralés ») (fig. 101).

e) *Membrane calleuse. Tubes criblés.* — Dans certaines cellules qui caractérisent le liber des faisceaux vasculaires, et qu'on appelle « cellules criblées », ou « grillagées », la membrane azotée qui préexiste à toute paroi cellulaire ne subit pas sur toute son étendue de transformation cellulosique, ainsi que cela arrive ordinairement; mais elle demeure sans modifications au niveau de plages arrondies, formant ainsi les mailles d'un réseau cellulosique. Par résorption de ces plages de membrane azotée, une libre communication s'établit ensuite entre des cellules voisines, et la membrane devient un véritable crible ou grillage permettant une libre communication entre cellules voisines ou cellules superposées, selon que la perforation grillagée a atteint les cloisons transversales ou les parois latérales des cellules ; de là des tubes continus, « tubes criblés » à travers lesquels, pendant toute la période végétative de la plante, les matériaux peuvent être trans-

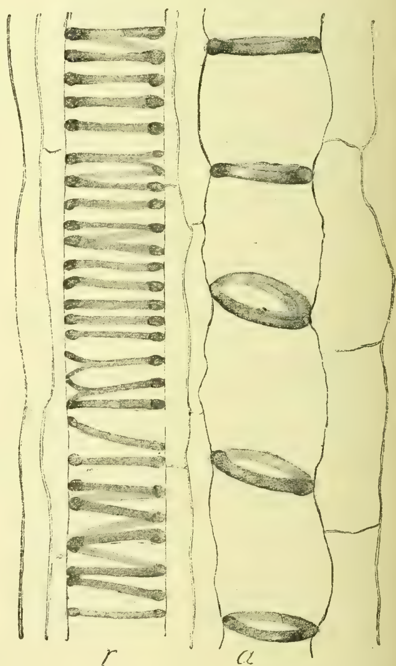


Fig. 101. — *Vaisseaux annelé et rayé de la tige de* Tradescantia virginica. × 175.

portés. L'automne venu, et avec lui le ralentissement et la cessation de la circulation des sucs nutritifs, les perforations des cribles s'obturent au moyen de bouchons ou de « cals » formés d'une substance particulière, la « callose » (fig. 102).

f) *Membranes mucilagineuses. Mucilage.* — Dans un grand nombre de cas, les composés pectiques que contient la membrane se modifient et deviennent des *gommes* ou *mucilages.* Les graines de Lin, de Coing, de Plantain et bien d'autres, les fruits de *Pilularia* et de *Marsilia*, l'albumen du Caroubier, le thalle des Fucus fournissent des exemples variés de cette modification importante (fig. 103). La formation des mucilages de Lin et de Coing et de tant d'autres graines est due à ce que, tandis que la membrane externe des cellules du tégument de la graine demeure résistante en se cuticularisant, les membranes internes se transforment en un mucilage, qui attire l'eau avec force, se gonfle considérablement et fait ainsi éclater la surface du tégument, formé de cuticule non extensible ; d'où l'irruption du mucilage au dehors et sa transformation dans l'eau environnante en une gelée claire. C'est à un mécanisme semblable qu'est dû l'éclatement des fruits de *Marsilia* et de *Pilularia*. Dans l'albumen du Caroubier et dans le thalle des Fucus, la lamelle externe des membranes cellulaires, transformée en mucilage, se confond avec celle des cellules voisines, de façon à former une fausse « substance intercellulaire » où les cellules paraissent plongées.

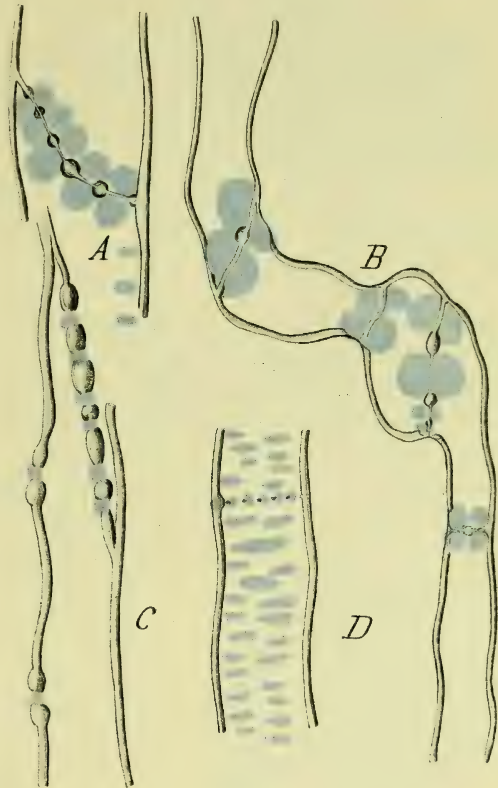


Fig. 102. — *Tubes criblés de la Vigne.*

En A et B, les cals n'existent que sur les cloisons transversales ; en C, il y en a deux sur une paroi latérale ; en D, les parois latérales vues de face offrent de nombreuses plaques calleuses. Bleu d'aniline. × 250.

g) *Membranes minéralisées et incrustées.* — La membrane peut enfin s'imprégner de substances minérales, qui lui donnent de la rigidité sinon beaucoup de solidité. Il en est ainsi pour la membrane silicifiée des Diatomées (fig. 104), avec laquelle on réalise des squelettes cellulaires siliceux d'une admirable beauté. Les Characées, ces plantes si délicates et si

frêles, le seraient davantage encore si leurs parois cellulaires n'étaient plus ou moins consolidées par des dépôts calcaires.

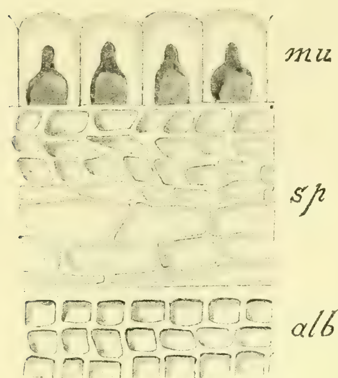


FIG. 103. — *Coupe du spermoderme dans une graine de Poire avec la couche mucilagineuse.*

Au lieu d'être imprégnée de substances dissoutes, la membrane s'incruste souvent de particules minérales solides, de cristaux ou même de pierres. Il en est ainsi pour un grand nombre de cellules vasculaires et épidermiques. Aussi des cristaux d'oxalate de chaux ne sont pas rares, chez les Conifères notamment. Les « cystolithes » ne sont autre chose que des protubérances formées par un accroissement localisé et énorme de la membrane cellulaire, avec dépôt dans l'intérieur de cette excroissance cellulosique d'un grand nombre de cristaux rayonnants de carbonate de chaux ; par décalcification on obtient ce substratum cellulosique (fig. 105 et 106).

Il faut même considérer comme dues à une imprégnation et non comme une véritable transformation les modifications subéreuse et ligneuse de la membrane cellulaire des plantes. Lorsqu'en effet on détruit, par exemple, la lignine d'une cellule vasculaire au moyen de la potasse à 130° ou de l'acide azotique, il reste un substratum cellulosique, caractérisable par les moyens ordinaires : preuve évidente que la membrane de cellulose ne s'était pas transformée en bois, mais s'était seulement imprégnée de lignine.

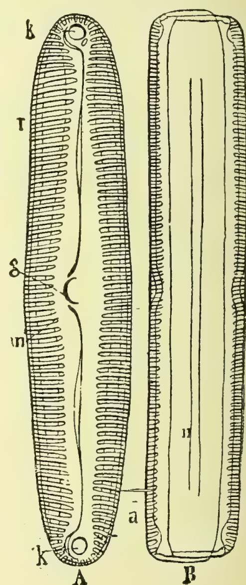


FIG. 104. — *Squelette siliceux d'une Diatomée* Pinnularia viridis.

A, vue par la face supérieure. B, vue par la tranche. — *g*. nodule médian. — *k*, *k*, nodules terminaux. — *m*. ligne médiane. — *r*, stries. — *n*, valve externe. — *i*, valve interne. Emprunté à LALOY.

Chez les animaux, la minéralisation des membranes et spécialement des cuticules est fréquente et donne lieu à des enveloppes protectrices variées que nous retrouverons à propos des cellules épidermiques. Tantôt il s'agit d'une véritable minéralisation, par exemple d'une imprégnation calcaire, d'une calcification vraie de la membrane. Les carapaces et les coquilles des animaux sont le résultat de cette calcification. Ailleurs, il ne s'agit que d'une incrustation de la membrane par des minéraux étrangers. Les coquilles des Rhizopodes lobés, des Difflugies, par exemple, sont dues à l'incrustation par des matériaux de construction (fig. 107) ; la membrane, ou plutôt la couche sarcodique superficielle d'un bourgeon récemment émis par la cellule-mère s'incruste de matériaux provenant de la coquille de cette cellule.

h) *Membranes surajoutées. Substances intercellulaires. Chorions.* — Toutes les membranes qui viennent d'être décrites, quoique très différentes du protoplasma des cellules qui les ont produites, leur appartiennent encore manifestement en propre. Mais quand les modifications chimiques, l'épaississement, la complication de la structure histologique sont poussées très loin, quand les couches formées à la surface de la cellule sont tellement épaisses, tellement différentes de la substance cellulaire, qu'elles paraissent étrangères à la cellule, on croirait avoir affaire à des dépôts d'un nouveau genre, qui sont totalement différents des membranes cellulaires, et qu'on a appelés *substances intercellulaires* (fig. 108). Au

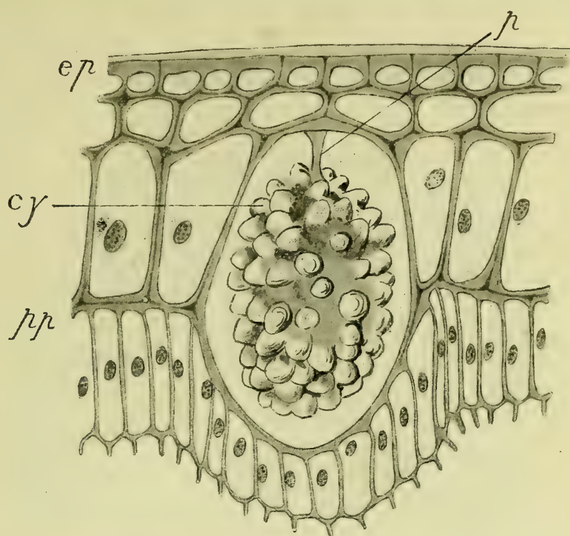


Fig. 105. — *Cystolithe de la feuille d'un Ficus* (Urostigma lanceolatum).

ep, épiderme.— *pp*. parenchyme palissadique.— *cy*, cystolithe.— *p*, pédicule par lequel il se rattache à la membrane cellulaire dont il est une excroissance. × 350.

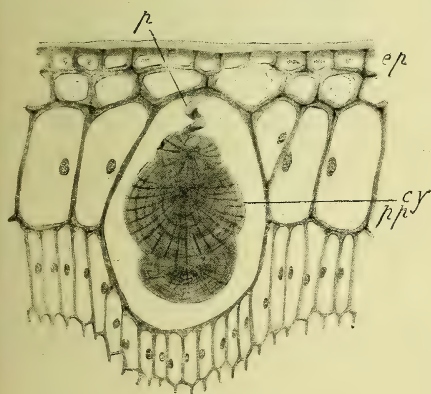


Fig. 106. — *Le même, après décalcification, montrant les stries concentriques et radiées du substratum cellulosique du cystolithe.*

Mêmes lettres que pour la figure précédente. × 300.

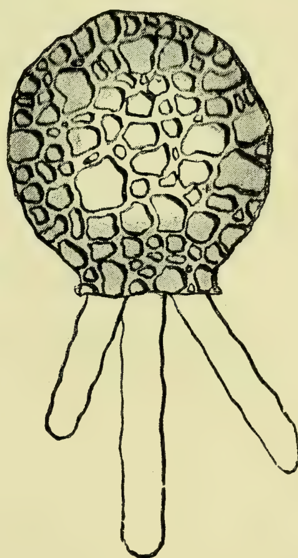


Fig. 107. — *Coquille de Difflugie.* D'après Verworn.

point de vue morphologique tout au moins, ces substances peuvent être

considérées comme de véritables membranes de la cellule. De même qu'il y a, en plus des membranes cellulaires ordinaires, des membranes surajoutées, les substances intercellulaires, de même il peut exister, en dehors de la membrane propre d'une cellule, des enveloppes protectrices indépendantes de la cellule, qui par conséquent, au point de vue morphologique, ne représentent aucunement des membranes cellulaires, mais qui fonctionnent cependant comme telles et sont des membranes cellulaires physiologiques, renforçant la membrane morphologique propre de la cellule. Ces membranes ont leur origine en dehors de la cellule qu'elles entourent, et une fois formées elles échappent ainsi, dans une certaine mesure, à son action. De pareilles enveloppes se trouvent par exemple dans les œufs. Dans un œuf quelconque, le corps cellulaire ou vitellus est entouré d'habitude par deux enveloppes au moins : l'une, très mince, dite *membrane vitelline*, qui est la membrane cellulaire proprement dite ; l'autre, située en dehors de la précédente, formée par des cellules étrangères à l'œuf, plus ou moins épaisse et pouvant comprendre plusieurs couches très différentes de nature, de structure et de consistance, peut porter le nom générique de *chorion*, qu'on pourrait appliquer, d'une façon plus générale encore, à toutes les enveloppes, non seulement à celles des œufs, mais à celles encore de tous les autres éléments cellulaires qui dérivent de cellules autres que celles qu'elles entourent et protègent (fig. 109). Dans l'œuf de poule (voir fig. 8) la coquille, la membrane coquillière et le blanc d'œuf représentent ensemble cette enveloppe protectrice accessoire, surajoutée à la membrane vitelline qui entoure directement le jaune, c'est-à-dire le corps protoplasmique de l'œuf.

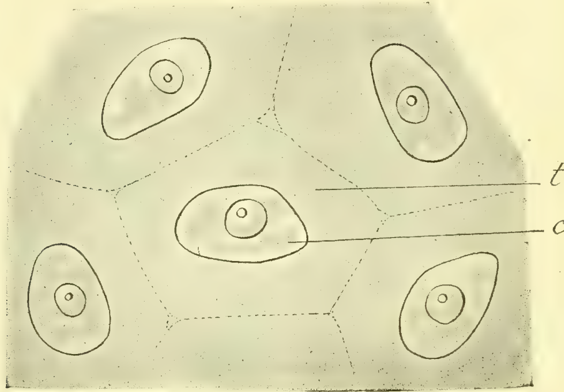


FIG. 108. — *Schéma des substances intercellulaires.*

c, cellules. — *t*, territoire ou zone d'influence cellulaire, qu'on peut considérer comme une sorte de membrane cellulaire très épaissie qui enveloppe la cellule de toutes parts.

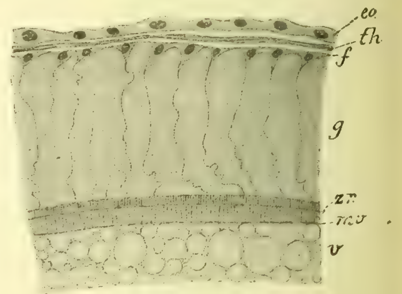


FIG. 109. — *Œuf de Poisson* (Perca fluviatilis ROND) *pour la distinction de la membrane vitelline et du chorion.*

eo, épithélium ovarien. — *th*, thèque. — *f*. épithélium folliculaire, formateur du chorion. — *g*, gelée chorion). — *zr*, zone radiée (chorion). — *mv*, membrane vitelline. — *v*, vitellus. D'après KORSCHELT et HEIDER.

CHAPITRE III

Le noyau.

Article premier. — MORPHOLOGIE EXTERNE

Quand on examine une cellule à l'état frais, sans l'addition d'aucun réac-
if, le noyau se montre sous la forme d'un cercle ou d'une ellipse, occupant
ı peu près le milieu du corps cellulaire, dont il se distingue par son aspect
ılus clair (fig. 110). Si l'on fait arriver sur la cellule une solution de vert de
néthyle, le noyau se colore seul d'une façon élective (fig. 111). Cette réac-
ion colorée est caractéristique d'une substance particulière, contenue dans
e noyau et nommée *chromatine
ıucléaire*. A un plus fort gros-
sissement, on reconnaît que la
coloration verte prise par le
ıoyau ne s'étend pas à toute la
masse nucléaire, mais qu'elle se
imite à des corps de forme et de
ıombre variables, que l'on peut
ıppeler corps figurés du noyau
ou *caryosomes*. On voit, en même
temps, que le noyau se délimite
vis-à-vis du protoplasme par une
ligne de contour nette, semblable
à une membrane et nommée en
effet *membrane nucléaire*. Enfin,
on peut apercevoir dans l'inté-
rieur du champ nucléaire un ou plusieurs corps arrondis brillants, les
nucléoles. On appellera *suc nucléaire* la substance fondamentale molle ou
très fluide dans laquelle sont plongés les corps figurés du noyau.

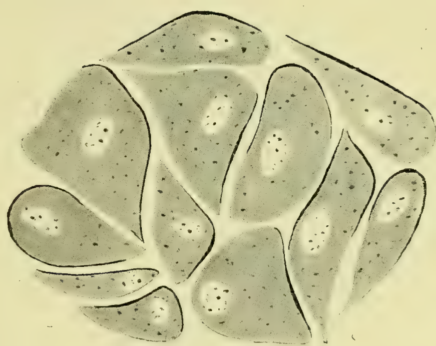


Fig. 110. — *Cellules épithéliales de Grenouille.* Vues de face et à l'état frais. × 250.

Si l'on traite la cellule par un agent fixateur qui coagule les matières
albuminoïdes, et qu'on fasse ensuite usage de réactifs colorants, on décèle
dans le noyau une structure compliquée, qui sera examinée plus loin.

A. **Forme du noyau.** — Si le noyau est d'habitude un corps de forme arrondie
ou elliptique sur la coupe, en réalité sphéroïdal ou ellipsoïdal, il est plus
exact de dire qu'en général sa forme reproduit celle du corps cellulaire qui

l'entoure. Arrondi dans les cellules sphériques ou régulièrement polyédriques, il s'allonge beaucoup dans les cellules allongées et prend la forme d'un fuseau ou d'un bâtonnet. C'est ainsi que dans les cellules musculaires étirées en fibres, qui forment la paroi des viscères des Vertébrés, dans ces fibres musculaires de la vessie de Salamandre, par exemple (fig. 112), le noyau a pris une forme très allongée. L'une des fibres musculaires étant trifide, on remarque même que son noyau présente une forme trilobée, adaptée à celle du corps cellulaire.

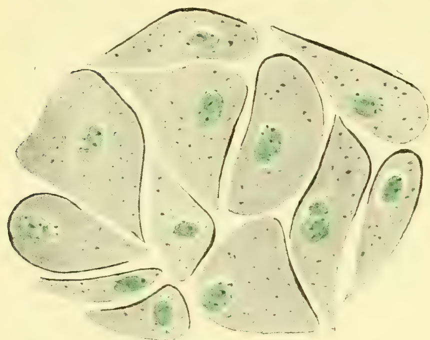


Fig. 111. — *Cellules épithéliales de Grenouille.*

Vues de face. Coloration du noyau par le vert de méthyle. × 250

Il n'y a pas cependant harmonie nécessaire entre la forme du noyau et celle de la cellule. Dans des cellules à contour parfaitement régulier, le noyau peut prendre une configuration par-

Fig. 112. — *Cellules musculaires de la vessie de* Salamandra maculosa Laur.

Corps cellulaire et noyau très allongés. Une des cellules est trifide, son noyau est trilobé. — Arrangement parallèle des fibres en fascicules. × 332.

fois extrêmement irrégulière et compliquée, qui n'a aucun rapport avec une forme déterminée de la cellule.

Voici par exemple des cellules de la moelle des os d'un Cobaye, à contour arrondi, dont le noyau a la forme d'un bissac, ou même est profondément découpé en plusieurs lobes (fig. 113). Dans certaines de ces cellules, qui sont de taille considérable et qu'on appelle pour cette raison « cellules géantes » ou *mégacaryocites*, le noyau, qui est, lui aussi, très volumineux, a une figure très compliquée. Il se présente sur les coupes sous la forme d'un anneau irrégulièrement bosselé et çà et là troué ; en réalité, cette forme, si on la reconstruit dans sa totalité, en examinant les coupes successives d'un même noyau, est celle d'une sphère creuse, percée de fenêtres, de sorte que la partie du corps cellulaire située dans son intérieur communique avec celle qui l'entoure. Dans les cellules énormes, de forme régulière d'ailleurs, qui constituent les glandes séricigènes des chenilles, ou celles des tubes de Malpighi (hépato-pancréas) de certains Insectes, la complication de la figure nucléaire est devenue extrême ; le noyau forme, en effet, une sorte de pièce de jeu de patience, profondément et capricieusement découpée (fig. 114).



FIG. 113. — *Cellules de la moelle des os du Cobaye.*
a, *a*, cellules à grains acidophiles. — *b*, *b*, cellules à noyau en bissac. — *cg*, cellule géante ou mégacaryocyte. × 1000.

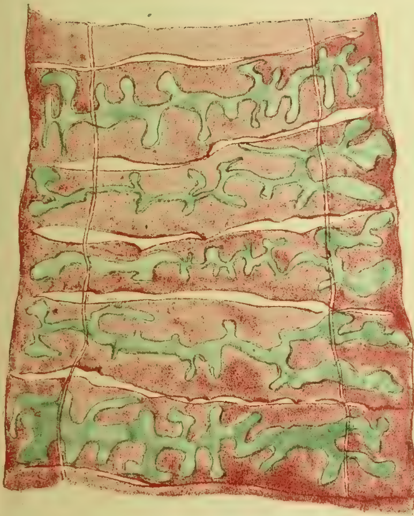


FIG. 114. — *Quelques cellules de la glande séricigène de la chenille de* Pieris rapæ.
Forme très ramifiée du noyau. × 125.

a) *Noyaux réguliers et noyaux polymorphes.* — Les exemples précédents suffisent à donner une idée générale des variations de forme très étendues que subit le noyau. Mais les formes nucléaires principales constituent autant de catégories que les histologistes distinguent et qu'il sera bon de passer rapidement en revue, sans nous occuper d'ailleurs de leur genèse ni de leur signification, et en indiquant seulement que ces formes sont en rapport le plus souvent soit avec la division, soit avec la dégénérescence du noyau. D'une façon générale, aux noyaux de forme régulière, on oppose sous le nom de *polymorphes* (BELLONCI) ceux qui ont une configuration irrégulière.





FIG. 115. — *Leucocytes à noyaux très polymorphes, pris dans la couche lymphoïde superficielle d'un Triton.* × 750.

b) *Noyaux creusés et troués.* — On peut former une première catégorie de noyaux polymorphes avec les formes dites *noyaux creusés*, *noyaux troués*. Ces formes dérivent de la sphère ou de l'ellipsoïde nucléaire, dont la surface aurait été dé-



FIG. 116. — *Vue de face de l'épithélium pharyngien d'une Salpe* (Salpa punctata FORSK. *n*, noyau. — *s*, sphère attractive. × 375. D'après BALLOWITZ.

primée plus ou moins profondément en un point (noyaux creusés), ou même qui aurait été perforée d'outre en outre (noyaux troués). Selon que la dépression du noyau est plus ou moins profonde, on obtient les variétés en bissac, en croissant, en fer à cheval. La perforation complète des noyaux donne lieu à la forme annulaire. On peut citer, comme exemples de noyaux creusés et troués : ceux des globules blancs ou leucocytes, dans la moelle des os (fig. 113) (ARNOLD, DENYS, HEIDENHAIN), dans l'écorce du foie des Amphibiens Urodèles (fig. 115) (GÖPPERT) ; ceux des cellules épithéliales

du pharynx et du cloaque des Salpes (fig. 116) (Ballowitz) ; ceux des spermatogonies de la Salamandre (Meves), etc. L'exemple du foie des Amphibiens Urodèles est devenu classique. Il existe, à la surface du foie des Batraciens Urodèles (et aussi des Reptiles), une couche de cellules qu'on appelle couche lymphoïde, parce qu'elle est formée d'éléments analogues à ceux de la lymphe, à des globules blancs. La configuration des noyaux est très variée ; la forme en fer à cheval est particulièrement fréquente. On constate toutes sortes de formes nucléaires, qui dérivent les unes des autres, par des modifications graduelles, et parmi elles la forme trouée ou annulaire qu'on peut regarder comme le terme de la série.

Les recherches de Flemming, Heidenhain, Meves, Ballowitz ont montré que l'existence de la dépression ou du trou est liée, et peut-être même due à la présence d'une formation particulière, que nous étudierons plus tard sous le nom de sphère attractive, et qui d'après ces auteurs agirait ici comme une sorte d'obstacle mécanique (fig. 116).

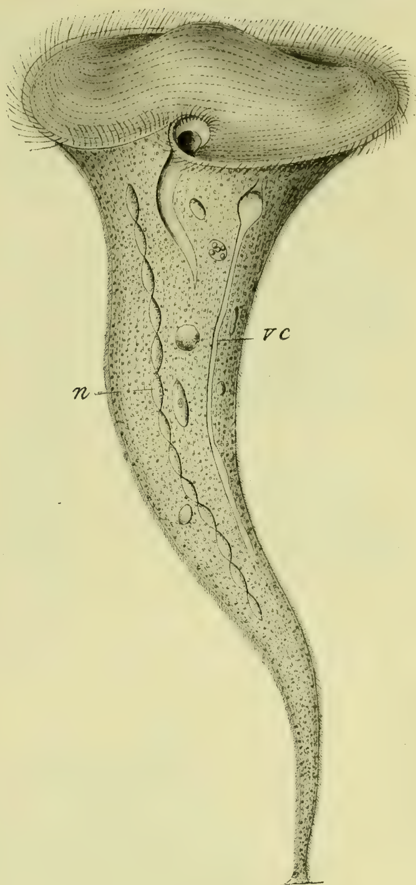


Fig. 117. — *Un Infusoire*, Stentor polymorphus Müller, *avec noyau moniliforme.*
n, noyau. — *vc*, vacuole contractile. × 120. D'après Kent.

Les actions mécaniques de toutes sortes jouent d'ailleurs le plus grand rôle dans la production des noyaux polymorphes. Le noyau est très plastique, se déforme avec une grande facilité (Arnold, Flemming, K.-W. Zimmermann, Heidenhain, Ballowitz et d'autres). Les déplacements de la cellule, en déplaçant l'obstacle mécanique, la sphère attractive, cause de la déformation, les contractions violentes et brusques du protoplasma produisent dans certains corps nucléaires des changements de forme incessants.

c) *Noyaux incisés et lobés.* — Dans un certain nombre de noyaux, il se produit des incisures de la surface, qui les entament plus ou moins profondément, découpent dans la masse nucléaire des lobes plus ou moins réguliers, ou la fragmentent en articles plus ou moins distincts.

C'est ainsi que, chez certains Infusoires (*Stentor*), un noyau allongé en boudin, sur lequel des entailles se produisent à des intervalles réguliers, se segmente en articles successifs et devient moniliforme (fig. 117).

On trouve souvent des noyaux arrondis coupés d'une rainure plus ou

moins profonde, ou de deux ou plusieurs fentes ; dans le cas où les rainures sont parallèles, les noyaux sont clivés et on peut parler de plans et de fentes de clivage (Löwit, Sabatier, vom Rath, P. Bouin) (fig. 118). Si le découpage se reproduit un grand nombre de fois à la surface du noyau, il en résulte un aspect caractéristique, dont la figure 119 donne un spécimen extraordinairement développé. La production des incisures peut être attribuée à la même cause que celle qui détermine le creusement et la perforation du noyau, c'est-à-dire à la présence de la sphère attractive, que certains auteurs (par ex. P. Bouin) ont vue au niveau même de la fente nucléaire.

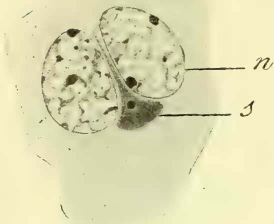




Fig. 118.— *Spermatides du Cobaye avec noyau incisé.*

La sphère *s*, logeant un centrosome, pénètre comme un coin dans la fente du noyau *n*. × 500.

Il y a maintenant toute une catégorie de noyaux, dits noyaux lobés, qui, par leur mode de production, méritent une place à part. Les lobes ne sont plus dus à un agent mécanique, qui segmente le noyau primitivement régulier. Ils se forment de tout autre façon. Au lieu d'être une unité incomplètement segmentée, le noyau lobé est un complexe d'unités nucléaires, dont la fusion en un seul corps nucléaire est incomplète ; le noyau lobé est donc plurivalent, et chacun de ses lobes représente un noyau élémentaire. Le noyau lobé a du reste deux modes d'origine possible. Ou bien il est le produit de la soudure secondaire d'un certain nombre de noyaux élé-

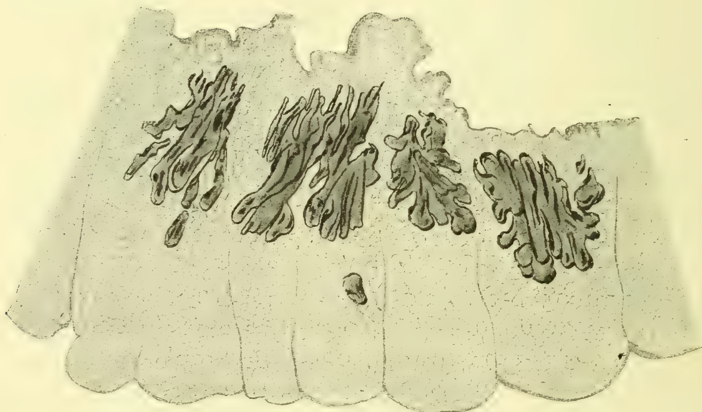


Fig. 119. — *Noyaux découpés des cellules testiculaires d'un Crabe tourteau* (Cancer pagurus L.) au mois de septembre.

mentaires. Ou bien, et plus souvent, il est tout inversement le résultat de la division incomplète du noyau, d'un arrêt ou tout au moins d'un retard dans la séparation des noyaux-fils, qui demeurent alors comme autant de lobes du

noyau-mère. On a donné (His) le nom de *syncaries*, *syncarioses*, à ces formations nucléaires complexes : expressions homologues de celles de symplastes, syncytiums, que nous connaissons déjà et qui signifient de même des complexes de protoplasma nucléé, dus à l'absence de séparation cellulaire.

d) Noyaux bourgeonnants et ramifiés. — C'est encore une catégorie distincte des précédentes, par la cause de la déformation nucléaire. Ici, la cause, au lieu de siéger en dehors du noyau, paraît résider dans ce noyau même, qui, au lieu d'être passivement déformé, modifie activement sa forme. De là l'épithète, à signification agissante, de « bourgeonnants » donnée à ces noyaux en place de celles de « creusés » et « incisés », qui signifient la passivité. Si le bourgeonnement est poussé très loin, le noyau devient ramifié, comme celui des glandes séricigènes des chenilles, qui a été décrit plus haut, comme celui de certains Protozoaires (*Podophrya gemmipara*).



Fig. 120.— *Cellule de l'hépato-pancréas d'*Oniscus murarius Cur. ; *noyau avec expansions pseudopodiques.* × 500.

Une place à part doit être faite à certains noyaux bourgeonnants, dont les bourgeons se répandent dans le cytoplasme, en s'isolant de la masse nucléaire principale, et y deviennent des enclaves cytoplasmiques, très spéciales, remarquables par leur colorabilité, les « corps tingibles » de Flemming et des auteurs.

On peut rattacher à la catégorie des noyaux bourgeonnants encore une autre forme nucléaire, constatée surtout dans les cellules en état d'activité

sécrétoire. Ici, le noyau envoie dans le cytoplasme des sortes d'expansions pseudopodiques en forme de lobes ou de languettes. C'est ce que KORSCHELT a constaté dans l'œuf du Dytique ; le noyau émet des prolongements dans le cytoplasme, et ces prolongements sont dirigés vers un point du cytoplasme où sont déposés des matériaux nutritifs fournis à l'œuf par des cellules nourricières spéciales, comme s'ils avaient pour rôle la captation de ces matériaux. CONKLIN, PRENANT, MC MURRICH ont fait, sur les cellules intestinales et sur les éléments de l'hépato-pancréas des Isopodes, une constatation analogue (fig. 120). VAN BAMBEKE, HOLMGREN ont observé le même fait, l'un sur l'œuf du Phoque, l'autre sur des cellules nerveuses de Vertébrés.

B. **Taille du noyau.** — La taille du noyau est en général proportionnée à celle du corps cellulaire. Aussi les œufs des Poissons, Batraciens, Reptiles, qui sont d'énormes cellules, possèdent-ils des noyaux très considérables, visibles à l'œil nu, et qu'on peut extirper à l'aide d'aiguilles. Il en est de même chez certains êtres unicellulaires, qui possèdent de très gros noyaux et se prêtent à la même expérience. Dans les cellules des tissus, la taille du noyau atteint d'ordinaire le tiers ou le quart de celle du corps cellulaire. En général, le noyau a des dimensions d'autant plus grandes, relativement au corps cellulaire, que la cellule est plus jeune, et le corps cellulaire se réduit à une écorce périnucléaire très mince. Ainsi, si l'on compare sous ce rapport les globules blancs du sang, chez l'Homme (fig. 121), on trouve que les plus jeunes, qu'on appelle « lymphocytes », parce qu'ils viennent d'être formés dans les organes lymphatiques, présentent un gros noyau entouré d'une couche cytoplasmique peu épaisse ; à mesure que le globule blanc devient adulte, qu'il accumule des produits fabriqués dans son cytoplasme (globules à grains neutrophiles et à grains acidophiles) (1), celui-ci augmente d'importance, et la proportion entre le noyau et le corps cellulaire devient inverse de ce qu'elle était au début.

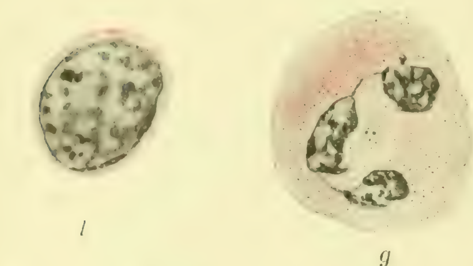


FIG. 121. — *Un lymphocyte et un globule blanc à grains neutrophiles du sang de l'Homme, pour les rapports de taille du noyau et du corps protoplasmique.*

l, lymphocyte. — *g*, globule blanc à grains neutrophiles (avec microcentre). × 500.

Si d'habitude tous les noyaux d'un tissu chez un même animal sont de taille à peu près égale, il y a cependant parfois des noyaux géants parmi eux, comme plusieurs auteurs l'ont constaté sur des objets très divers.

C. **Situation du noyau.** — Le noyau paraît, dans la majorité des cas, situé aux environs du centre de la cellule. Dans un certain nombre de cellules, qui sont d'une forme parfaitement régulière, comme beaucoup d'Héliozoaires et de Radiolaires, le noyau occupe une situation exactement centrale.

(1) En admettant du moins, avec certains auteurs, que les lymphocytes sont les formes jeunes des globules granulés.

Voici, au contraire, des cas où la position du noyau devient nettement excentrique. Quand le corps protoplasmique de l'œuf se charge de matériaux de réserve, de vitellus, celui-ci s'accumule, dans les œufs télolécithes, dans la région dite végétative du corps protoplasmique, tandis que le noyau, avec du protoplasma à peu près pur et exempt de matériaux vitellins, demeure dans la région dite animale du cytoplasme, c'est-à-dire prend une position tout à fait excentrique (fig. 122). Voici un autre exemple (fig. 123) très démonstratif de la situation excentrique du noyau ; il s'agit d'une cel-

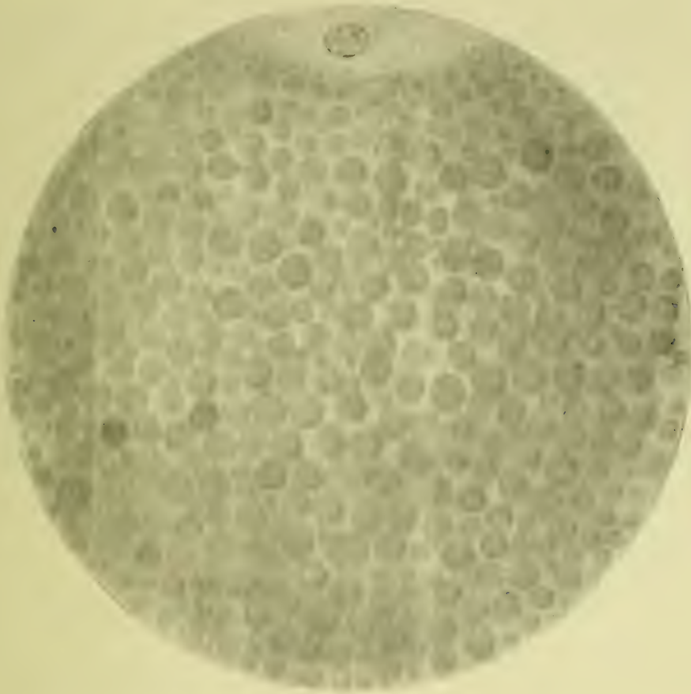


Fig. 122. — *Schéma d'un œuf télolécithe.*
Au pôle supérieur de l'œuf se trouve rejeté excentriquement le noyau, entouré d'une couche de protoplasma à peu près pur. Tout le reste de l'œuf est rempli de matériaux vitellins.

lule pigmentaire, pourvue de deux noyaux, qui se présentent comme des taches claires ovales très éloignées du centre cellulaire.

Dans ce dernier exemple, le centre de la cellule est occupé par une autre petite tache claire, arrondie, de laquelle partent en tous sens des stries radiées. Cette petite tache centrale est l'image d'un corpuscule central, que nous étudierons plus tard et qui est très important, parce qu'il est le centre morphologique de la cellule, c'est-à-dire le point autour duquel sont disposées toutes les parties de la cellule. Dans l'exemple de la cellule pigmentaire, le centre morphologique est en même temps le centre géométrique, ou de figure, de la cellule. Mais il n'en est pas toujours ainsi, et très souvent, le corpuscule central, centre morphologique, ne coïncide pas avec le centre de figure, qui est alors compris dans le champ nucléaire (fig. 124). Le

problème de la situation du noyau dans la cellule a été posé par Heidenhain. Comme la question comporte un second facteur, le corpuscule central, que nous ne connaissons pas encore, nous en remettons l'examen au moment où nous nous occuperons de ce corpuscule.

La situation du noyau dans la cellule est d'ailleurs sujette à varier, à différents moments. Tantôt les variations sont passives ; le noyau, entraîné par des courants protoplasmatiques, occupe successivement différentes



Fig. 123. — *Cellule pigmentaire sous-tégumentaire de la tête du Brochet* (Esox lucius L.), avec noyaux situés excentriquement.

n, *n*, noyaux. ×125.

situations. Tantôt, au contraire, les déplacements du noyau sont actifs ; le noyau se meut véritablement vers un point de la cellule. Ce point, d'après les observations d'Haberlandt et de Korschelt, est celui où les phénomènes de nutrition sont le plus intenses. Ainsi, dans la formation des poils radicaux des plantes aux dépens des cellules épidermiques de la racine, on voit le noyau se déplacer, à mesure que le poil grandit, et passer de la cellule dans le poil qui en est le prolongement (fig. 125). C'est que l'accroissement de ce poil, étant nettement terminal, détermine vers l'extrémité libre du poil un appel nutritif que suit le noyau. Celui-ci demeure à l'extrémité libre du poil tout le temps que dure l'accroissement, tandis qu'il s'éloigne de ce sommet dans les vieux poils qui ont cessé de s'accroître.

D. **Nombre des noyaux. Cellules multinucléées.** — Dans la règle, les cellules ne possèdent qu'un seul noyau. Mais les cellules à deux noyaux ou à noyaux multiples sont fréquentes. On peut citer comme binucléées les cellules du foie des Mammifères, les cellules du système nerveux sympathique de certains Mammifères, quelques espèces d'Amibes, etc. Les cellules multinucléées sont, comme les mégacaryocytes, c'est-à-dire comme les éléments à noyau irrégulier et très volumineux (p. 115), des cellules géantes, qu'on distingue des précédentes sous le nom de *polycaryocytes*. Telles sont certaines cellules de la moelle des os, qu'on trouve appliquées à la surface des travées osseuses, qu'elles rongent et détruisent (d'où le nom d'« ostoclastes » qu'on leur a donné) (fig. 126). Telles sont les fibres musculaires striées des Vertébrés, qui sont aussi des cellules géantes, à noyaux multiples, des polycaryocytes (fig. 127). Les vaisseaux laticifères des Euphorbiacées et d'autres plantes à latex sont aussi des cellules multinucléées.

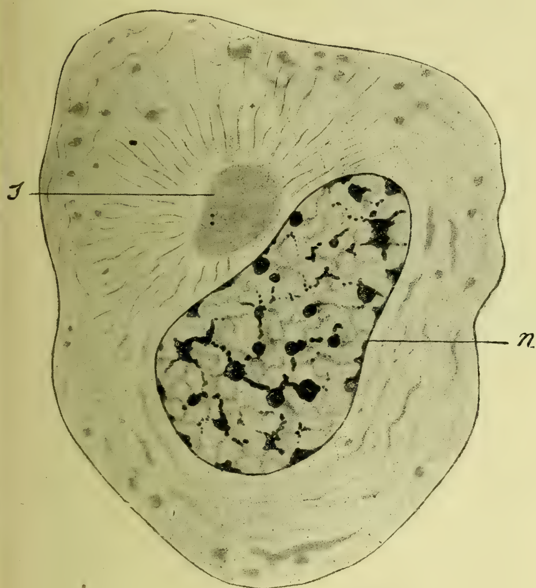


Fig. 124. — *Spermatogonie de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.), *pour la situation respective du noyau et du centre cellulaire.*

n, le noyau. — Dans le cytoplasme, en dehors du centre géométrique de la cellule, la sphère *s*, entourée d'un aster et logeant un double corpuscule central. × 500.

Beaucoup d'organismes inférieurs sont des cellules géantes, à noyaux parfois très nombreux. Tel est le cas des Myxosporidies, parasites qu'on trouve, par exemple, dans la vessie du Brochet (fig. 128), de certains Infusoires, comme *Opalina ranarum*, qui vit dans le tube digestif de la Grenouille ; de quelques Héliozoaires, comme *Actinosphærium Eichhornii*, qui vit dans les eaux pures. Dans le groupe des Algues Siphonées, *Vaucheria*, *Caulerpa*, *Valonia* sont des polycaryocytes dans lesquels le corps cellulaire, différencié hautement en organes, est semé de milliers de noyaux.

L'existence de cellules multinucléées soulève une question théorique. Ces éléments ont-ils le caractère d'unité qui distingue les cellules; sont-ils toujours, malgré la présence d'innombrables noyaux, de simples cellules? Ou bien doit-on les considérer comme des agrégats d'énergides, sinon de cellules distinctes, comparables à des plasmodes, qui auraient pris la forme définie d'une cellule ordinaire? C'est cette dernière manière de voir qui doit évidemment prévaloir, quand il s'agit de cellules telles qu'*Opalina*, *Actinosphærium*, et surtout de *Caulerpa*, qu'on comparera moins volontiers à une cellule qu'au corps entier pluricellulaire d'un Métazoaire dans lequel

la perfection organique n'aurait pas été atteinte, et où, au lieu de cellules délimitées, il n'existerait que des énergides confondues.

Cette question théorique a-t-elle l'importance qu'on lui a donnée ? On peut répondre que non, parce qu'on doit se figurer, comme pouvant exister, toutes les formes d'individualisation de la matière vivante, depuis la cellule simple jusqu'au corps pluricellulaire le plus compliqué d'un Métazoaire. Les cellules multinucléées, les cellules à constitution symplastique sont des états intermédiaires dans cette série d'individus différents.

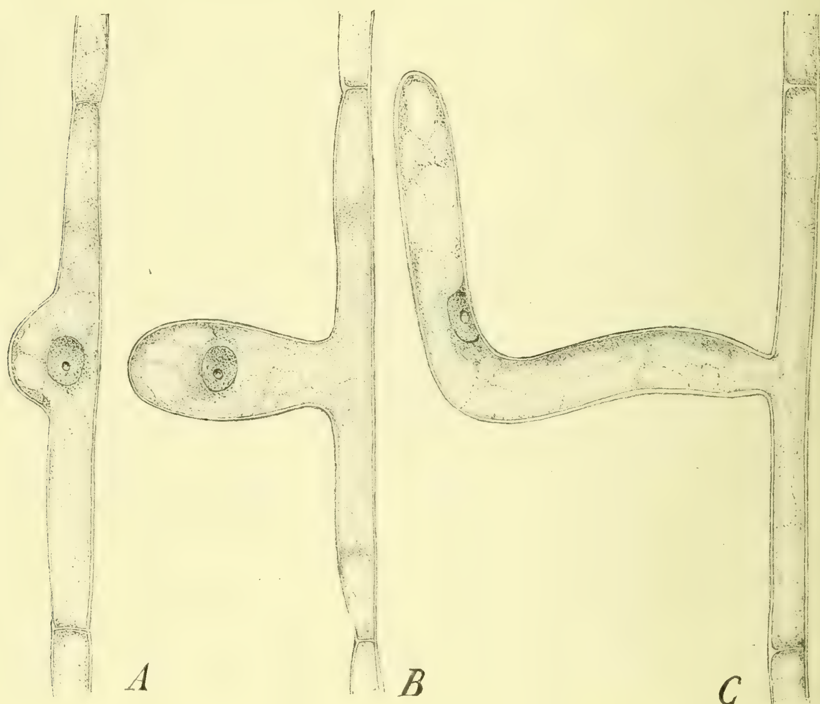


FIG. 125. — *Poils radicaux de* Phaseolus multiflorus, *montrant les déplacements du noyau.* A, B, C, position successive du noyau dans trois stades différents du développement du poil. × 125.

ARTICLE 2. — COMPOSITION CHIMIQUE ET STRUCTURE DU NOYAU

1° COMPOSITION CHIMIQUE DU NOYAU. SUBSTANCES NUCLÉAIRES.

Quand on examine une cellule à l'état vivant, sans addition de réactif fixateur ou colorant, on ne reconnaît nettement dans le noyau à peu près aucun détail structural (fig. 129). L'addition à la préparation de vert de méthyle en solution faible ou de violet de dahlia dissous dans une solution de sel marin à 9 p. 1000 met en évidence dans le noyau une substance que ces teintures colorent électivement en violet. Cette substance,

comme il a été dit déjà, se nomme la *chromatine nucléaire ;* dans le langage histologique courant, on l'appelle *chromatine.* Sur ces préparations (fig. 130), elle apparaît sous la forme de masses irrégulières, isolées ou reliées les unes aux autres en un réseau continu. Voici maintenant les mêmes cellules (fig. 131), où la chromatine a été colorée de la même façon, mais qui ont été, postérieurement à la coloration, traitées par le chlorure de sodium à 10 p. 100, ou soumises à l'action du phosphate bisodique, du carbonate de potassium, ou de l'eau de chaux ; la chromatine, mise en évidence par les réactifs colorants, a disparu ; elle est donc soluble dans le chlorure de sodium et dans les sels alcalins.

Mais si on soumet une masse de cellules à l'action des sucs digestifs acides, de la pepsine chlorhydrique par exemple, et qu'on examine au bout de quelques heures le résidu au microscope, comme le fit MIESCHER en 1869,



FIG. 126. — *Cellule géante (ostoclaste) de la moelle des os d'un embryon âgé de Chèvre, comme exemple de polycaryocyte.*

oc, ostoclaste. — *to*, travée osseuse sur laquelle l'ostoclaste est appliqué. — *ob*, ostéoblastes. — *em*, espace médullaire. × 250.



FIG. 127. — *Fibre musculaire striée du gastrocnémien de la Grenouille, comme exemple de polycaryocyte.*

n, noyaux. — *s*, enveloppe de la fibre musculaire striée (sarcolemme). — *t*, *t*, tendons. × 50.

dans des expériences restées célèbres, on s'aperçoit de la disparition complète ou presque complète du corps cellulaire. Le noyau seul demeure, avec

sa forme et les traits essentiels de sa structure ; les masses chromatiques ont conservé leur aspect et leur colorabilité spéciale. MIESCHER découvrit que la substance résiduelle était soluble dans les alcalis et précipitable par les acides, qu'elle était de nature protéique et renfermait une forte propor-

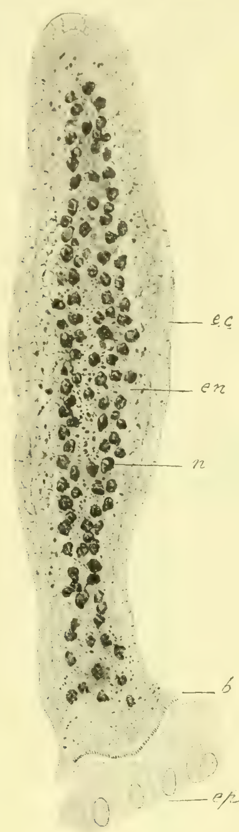


FIG. 128. — *Myxidium Lieberkühnii* (Myxosporodie de la vessie du Brochet).

n, nombreux noyaux. — *ec*, ectoplasme. — *en*, endoplasme. — *b*, bordure en brosse, qui garnit l'extrémité fixée de l'animal. — *ep*, cellules épithéliales de la vessie sur lesquelles l'animal est fixé. × 250.

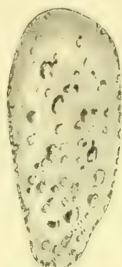


FIG. 129. — *Noyau d'une cellule dans le canal déférent de l'Écrevisse* (Astacus fluviatilis ROND.).

Examen à l'état frais, sans addition de réactif. × 300.

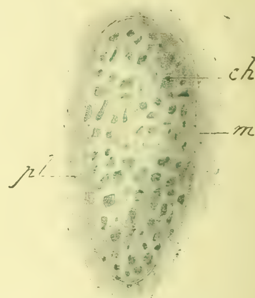


FIG. 130. — *Le même, après coloration par le vert de méthyle.*

ch, chromatine nucléaire, disposée en caryosomes distincts. — *m*, membrane nucléaire. — *pl*, plastine ou charpente du cytoplasme avoisinant le noyau. × 300.

tion de phosphore ; il lui donna le nom de *nucléine*. La première nucléine de MIESCHER

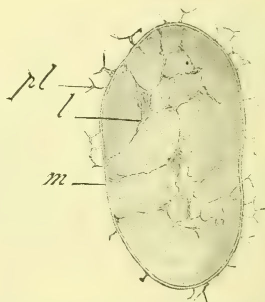


FIG. 131. — *Le même, après traitement par une solution de sel marin.*

NaCl à 10 p. 100. — *l*, linine ou plastine nucléaire. *pl*, plastine cytoplasmique. — *m*, membrane nucléaire × 300.

avait été retirée du noyau des leucocytes du pus ; il ne tarda pas à retrouver des substances analogues dans d'autres matériaux, et bientôt les chimistes signalèrent des nucléines dans les globules rouges nucléés du sang des Oiseaux, la caséine du lait, la levure de bière, le vitellus de l'œuf de Poule, les spermatozoïdes de divers animaux, le cerveau, les jeunes tissus végétaux, les graines, etc. L'étude des nucléines constitue un des chapitres le plus intéressants de la chimie biologique, et l'un de ceux peut-être qui ont fait faire à cette science le plus de progrès. Commencée par MIESCHER et par HOPPE-SEYLER, elle fut poursuivie surtout par KOSSEL et ses élèves, en une série

ininterrompue de travaux dont le détail ne saurait trouver place ici. Laissant de côté tous les points controversés, nous indiquerons seulement les faits définitivement acquis.

Les nucléines sont des protéides, c'est-à-dire des corps dont la molécule fournit par sa décomposition, entre autres composants, une matière albuminoïde. Toutes les nucléines donnent en même temps, par l'action des acides étendus et chauds, de l'acide phosphorique. Mais une distinction fondamentale s'impose : bien que toutes les nucléines soient des protéides phosphorées, bien que toutes soient solubles dans les alcalis et précipitables par les acides, certains de ces corps seuls donnent parmi leurs produits de décomposition des bases xanthiques, bases puriques voisines de l'acide urique, appelées aussi, depuis cette découverte de Kossel, *bases nucléiniques*. Ce sont l'hypoxanthine (sarcine), la xanthine, la guanine, l'adénine. Les nucléines dont la molécule renferme ces groupements puriques proviennent bien des noyaux cellulaires, et sont de véritables nucléines au sens chimique aussi bien qu'au point de vue cytologique.

D'autres substances, désignées autrefois sous le nom de nucléines, parce qu'elles avaient les mêmes réactions, ne donnent pas traces de bases xanthiques lorsqu'on fragmente leur molécule par l'hydrolyse : on peut citer la caséine du lait, la vitelline du jaune d'œuf, les légumines et vitellines végétales des graines, etc. Remarque importante, on peut dire d'une façon générale que ces fausses nucléines, *paranucléines* (Kossel) ou *pseudo-nucléines* (Hammarsten), ne proviennent pas des noyaux cellulaires ; on les trouve au contraire dans les produits spéciaux de l'activité du cytoplasme, tels que les réserves vitellines accumulées dans les œufs ou les caséines résultant de la fonte des cellules de la glande mammaire. Si ces matériaux, abondants et faciles à se procurer, ont servi d'objet favori aux études chimiques, il ne faut pas oublier que toutes les cellules semblent se comporter à peu près de même, si bien qu'on a pu dire, il y a longtemps déjà, que « tous les noyaux renferment une nucléine, et tous les protoplasmes une vitelline » (Hoppe-Seyler). Il serait sans doute exagéré de voir dans cette formule la traduction d'une loi véritable, mais elle exprime du moins le caractère chimique essentiel qui distingue les substances nucléaires des matériaux cytoplasmiques. Il était nécessaire de mentionner ici les pseudo-nucléines, pour mettre en garde le lecteur contre des confusions possibles, et pour mieux établir le rôle respectif du cytoplasme et du noyau. Car ce noyau ne fait sans doute qu'achever la synthèse des nucléines, introduire le noyau purique dans des molécules protéiques déjà formées, qui lui sont fournies par le cytoplasme sous forme de pseudo-nucléines. C'est ainsi que les réserves vitellines servent de matériaux à l'intense production de noyaux qui se passe chez l'embryon et s'accompagne d'une fabrication simultanée des bases xanthiques transformant les pseudo-nucléines en nucléines vraies (Tichomiroff).

Les nucléines vraies, les seules auxquelles il soit permis de continuer à donner ce nom, sont donc des matières protéiques insolubles dans l'eau et les acides, solubles dans les alcalis et les carbonates alcalins ainsi que dans divers sels neutres. On réussit parfaitement aujourd'hui à les dédoubler en une matière albuminoïde et en un corps tout à fait caractéristique, un *acide*

nucléique (ALTMANN). C'est l'acide nucléique qui renferme les éléments typiques du noyau, c'est-à-dire le phosphore et les bases puriques. Bien qu'il y ait vraisemblablement toute une série d'acides nucléiques, on pourrait cependant les faire rentrer à peu près tous dans deux groupes distincts, dont l'acide nucléique du sperme de Saumon et celui du pancréas des Mammifères seraient les types (BANG).

L'*acide salmonucléique*, qui constitue la tête chromatique des spermatozoïdes du Saumon, serait formé par l'union d'une molécule d'adénine et d'une molécule de guanine avec un complexe spécial, l'*acide nucléotine phosphorique* renfermant le phosphore : $C^{40}H^{56}Az^{14}P^{4}O^{26}$ (acide salmonucléique) $= C^{5}H^{5}Az^{5}$ (adénine) $+ C^{5}H^{5}Az^{5}O$ (guanine) $+ C^{30}H^{46}Az^{4}P^{4}O^{25}$ (acide nucléotine phosphorique). L'acide nucléotine phosphorique contiendrait à son tour quatre molécules d'acide phosphorique, combiné à de la *thymine* ou nucléosine, $C^{5}H^{26}Az^{2}O^{2}$, autre base du groupe des uréides spéciale au noyau cellulaire, et à un hydrate de carbone dont la nature n'est pas encore déterminée.

L'acide nucléique du pancréas a reçu le nom d'*acide guanylique* (BANG) parce qu'il ne renferme qu'une seule base, la guanine. Sa décomposition peut se représenter par l'équation suivante : $C^{44}H^{66}Az^{20}P^{4}O^{34}$ (acide guanylique) $+ 10H^{2}O = 4C^{5}H^{5}Az^{5}O$ (guanine) $+ 3C^{5}H^{10}O^{5}$ (pentose) $+ 3C^{3}H^{8}O^{3}$ (glycérine) $+ 4H^{3}PO^{4}$ (acide phosphorique). Le noyau de l'acide guanylique paraît donc essentiellement formé par de l'acide glycéro-phosphorique, ce qui le rapproche des lécithines.

On voit que dans les acides nucléiques on retrouve ces parties essentielles : acide phosphorique, bases puriques, hydrates de carbone. Ce sont les acides nucléiques qui constituent la partie caractéristique du noyau cellulaire et communiquent aux masses chromatiques leur colorabilité élective. Il est même probable que dans certains cas où la chromatine du noyau se réduit morphologiquement à sa plus simple expression, par exemple dans les spermatozoïdes ou dans certains stades des divisions nucléaires, les acides nucléiques peuvent constituer à eux seuls la chromatine du noyau.

Mais habituellement les acides nucléiques se trouvent combinés à des substances de nature basique pour former des sortes de sels qui ne sont autre chose que des nucléines. La partie basique des nucléines peut appartenir à tous les groupes des matières protéiques, depuis les plus simples jusqu'aux plus complexes. Ainsi la nucléine des spermatozoïdes du Saumon n'est autre chose que du nucléate de *protamine*, et l'on sait que les protamines sont en quelque sorte des albuminoïdes rudimentaires, réduits à leur noyau essentiel de bases hexoniques : arginine, histidine, lysine. Chez d'autres animaux, se sont les *histones*, sortes d'albuminoïdes plus élevés ressemblant par certains côtés aux peptones, dont l'union avec les acides nucléiques constitue les nucléines. Ces nucléines à histone ont même été signalées dans les leucocytes du thymus chez les Mammifères, par LILIENFELD, sous le nom de nucléo-histones, mais l'individualité de ces corps a été contestée. Enfin, la combinaison d'une molécule d'acide nucléique avec une molécule de globuline ou d'albumine vraie forme un très grand nombre de nucléines, celles par exemple du sperme des Mammifères.

Ce n'est pas tout. Les acides nucléiques se comportent comme des

acides bibasiques, et leurs combinaisons avec une molécule albuminoïde, autrement dit les nucléines, sont encore acides. Elles fixent donc à leur tour une deuxième molécule de nature protéique et d'allure basique, protamine, histone, albumine, globuline Et c'est sous cette forme qu'on les trouve réellement d'habitude dans les noyaux cellulaires. Ce sont alors des *nucléo-protéides.* Les nucléo-protéides sont les corps les plus élevés en organisation que connaisse aujourd'hui la chimie, ce sont ces substances qui caractérisent l'organisation cytologique la plus élevée, celle du noyau, et lorsqu'on parle en histologie de « nucléines », c'est par une simplification de langage souvent incorrecte, attribuable à d'anciennes habitudes.

En résumé, la substance nucléaire est représentée par les acides nucléiques, auxquels se réduit sa portion indispensable et constante, ces acides nucléiques pouvant d'ailleurs être libres, ou sous forme de nucléines, ou enfin à l'état de nucléo-protéides.

Une confusion très regrettable n'a malheureusement pas encore cessé de régner dans le langage, et même dans les idées, au sujet de la distinction des nucléines et des pseudo-nucléines, distinction du plus haut intérêt pour la science biologique tout entière. Aussi devrons-nous y insister dans un chapitre du *Livre III* consacré au tableau sommaire des substances cellulaires.

On voit que le rôle chimique des constituants du noyau est d'une importance capitale. Outre la présence du phosphore, très intéressante, et celle des bases xanthiques, qui fait du noyau, selon toute vraisemblance, le producteur de l'acide urique, puis de l'urée (Horbaczewski), et par suite le véritable régulateur de la nutrition azotée, le noyau paraît tenir sous sa dépendance la circulation organique des éléments les plus importants à côté du phosphore et de l'azote. Le fer de la cellule hépatique appartient aux nucléines (Dastre). L'arsenic, chimiquement voisin du phosphore, le remplace probablement dans certaines nucléines du corps thyroïde où il est particulièrement abondant (A. Gautier). Peut-être aussi l'iode du même corps thyroïde est-il renfermé dans les nucléo-protéides de l'organe, hypothèse bien vraisemblable si l'on songe à cette remarque fort intéressante (A. Gautier), que l'iode et l'arsenic semblent s'accompagner partout, chez les êtres vivants aussi bien que dans le monde minéral. Ces éléments, si peu abondants dans les organismes et cependant d'une si haute importance pour son bon fonctionnement, appartiennent à la substance du noyau ; aussi peut-on dire que celle-ci préside à la meilleure activité de l'organisme, comme on la verra plus loin porter en elle le potentiel morphologique le plus délicat de l'être.

Il reste beaucoup à faire pour l'étude chimique du noyau ; la chimie de l'avenir isolera peut-être toute une série de substances correspondant aux différentes portions figurées que l'observation microscopique peut révéler dans un même noyau. Mais à l'heure actuelle ce desideratum est loin d'être atteint. Tout ce qu'on peut dire, c'est que la nucléine isolée d'une espèce de cellules doit correspondre aux masses chromatiques de la cytologie.

On a cherché à mettre en évidence directement sous le microscope les éléments chimiques du noyau, par exemple le fer (Macallum) ; peut-être les procédés employés ne résisteraient-ils pas à un examen critique un peu

approfondi. En ce qui concerne le phosphore, que Lilienfeld et Monti ont prétendu montrer par des réactions assez simples, il est surabondamment prouvé que la méthode et, par suite, les résultats sont dénués de toute signification.

La substance principale du noyau fixe électivement les matières colorantes basiques, à l'exclusion des couleurs acides, et cela correspond bien au caractère acide des acides nucléiques et des nucléines. Mais il ne faut pas oublier que la théorie de la teinture par salification, c'est-à-dire par combinaison d'une base colorée avec un tissu acide et inversement, n'est pas démontrée. Le mécanisme intime des phénomènes de teinture est encore à peu près inconnu, et l'on s'exposerait à de graves erreurs en voulant fonder sur les colorations histologiques une microchimie du noyau cellulaire.

II. Morphologie interne du noyau. Formations nucléaires.

A. **Microchimie du noyau.** — Le noyau, celui des cellules du canal déférent de l'Ecrevisse, par exemple, apparaît dans la cellule à l'état vivant comme une tache claire, dans laquelle, à part quelques grumeaux irréguliers et mal délimités, on ne reconnaît nettement à peu près aucun détail structural (fig. 132). Cela ne veut pas dire que les détails structuraux que montrent les réactifs dans les noyaux cellulaires et que nous aurons à examiner plus loin sont purement artificiels, comme par exemple Auerbach l'a prétendu à tort. Car il est des noyaux où l'on peut voir, déjà à l'état vivant, une structure, qui s'accentue ensuite avec la mort de l'élément, puis s'altère bientôt et devient cadavérique. Les réactifs, bien employés, reproduisent la structure nucléaire, telle qu'on l'entrevoit dans le noyau vivant, et telle qu'elle se manifeste à la mort naturelle de l'élément cellulaire. Ils la montrent aussi toujours identique dans une cellule donnée. Pour toutes ces raisons, Flemming écarte l'idée de déformations dues aux réactifs, telles que toute structure décelée par eux serait artificielle.

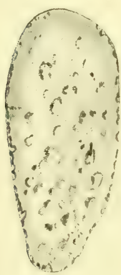


Fig. 132.— *Noyau d'une cellule dans le canal déférent de l'Écrevisse* (Astacus fluviatilis Rond.).
Examen à l'état frais, sans addition de réactif. × 300.

La morphologie interne, la structure du noyau est naturellement subordonnée à sa composition chimique, à la présence dans sa masse de substances chimiques qui lui sont propres. L'une de ces substances, éminemment caractéristique du noyau, est la *chromatine nucléaire*, que nous savons déjà se concréter et s'individualiser en quelque sorte sous la forme de *caryosomes* (fig. 133). Le nucléole est à son tour la forme figurée que prennent d'autres substances nucléaires. Et il est d'autres formations nucléaires encore, répondant à des substances nucléaires plus ou moins bien définies. Avec ses caryosomes, son nucléole et ses autres corps figurés, le noyau revêt donc un type structural qui lui est propre, et qui le différencie morphologiquement du protoplasma.

Parallèlement à l'étude macroscopique, faite *in vitro*, des substances

nucléaires, on a voulu déterminer sous le microscope, par l'emploi des réactifs colorants et des dissolvants, les caractères des substances constitutives du noyau, et l'on a rassemblé ces réactions de coloration et de solubilité sous le nom de *microchimie du noyau*. En réalité, comme ZIMMERMANN l'a remarqué, les résultats qu'on peut attendre de cette méthode générale sont de tout autre nature que ceux que fournit l'étude chimique microscopique des substances nucléaires. La microchimie du noyau ne peut prétendre qu'à distinguer des corps figurés au moyen de réactions de coloration et de solubilité ; elle ne peut caractériser des espèces chimiques. Elle a du reste la plus grande valeur pour la distinction morphologique des corps variés qui concourent à la structure nucléaire.



FIG. 133. — *Le même, après coloration par le vert de méthyle.*

ch, chromatine nucléaire disposée en caryosomes distincts. — *m*, membrane nucléaire. — *pl*, plastine ou charpente du cytoplasme, immédiatement au voisinage du noyau. × 300.

Voici les principaux résultats de la microchimie du noyau.

Le noyau ne renferme pas seulement les masses de chromatine que l'emploi du vert de méthyle a décelées dans les cellules déférentielles de l'Ecrevisse. Ces masses chromatiques sont plongées dans une substance qui est parfaitement achromatique vis-à-vis du vert de méthyle et que l'on peut opposer en bloc à la matière chromatique sous le nom *d'achromatine* ou de « substance achromatique ». Cette expression ne signifie nullement que la substance achromatique n'est colorable par aucune teinture ; mais elle indique seulement qu'elle ne se colore que par des réactifs différents de ceux qui donnent une teinte élective à la chromatine.



FIG. 134. — *Noyau d'une cellule dans le canal déférent de l'Écrevisse* (Astacus fluviatilis ROND.).

Traitement par NaCl à 10 p. 100 pendant une heure. — *l*, linine ou plastine nucléaire. — *pl*, plastine cytoplasmique. — *m*, membrane nucléaire. × 300.

Si l'on fait agir sur les noyaux colorés par le vert de méthyle certains sels neutres ou alcalins, on voit, comme déjà nous le savons, la chromatine disparaître, et, d'autre part, un fin réseau de filaments devient apparent (fig. 134). Ces filaments sont donc formés d'une substance résistante, que n'attaquent ni ces sels, ni les alcalins, ni les acides employés à froid, substance que ZACHARIAS et SCHWARZ ont découverte et appelée *plastine nucléaire* ou *linine*. La plastine ou linine du noyau ne diffère du reste pas de la plastine du cytoplasme qui forme la charpente du corps cellulaire. SCHWARZ a augmenté encore le nombre des substances différentes, morphologiquement représentées dans la structure nucléaire, et a voulu préciser leur situation. Il est parvenu à distinguer les suivantes : la chromatine d'abord, sous la forme de granulations colorables ; la linine, qui constitue des filaments

formant la charpente du noyau et contenant dans leur épaisseur la chromatine; une substance unissante, fondamentale, la « paralinine », représentant ce qui reste d'achromatique et d'amorphe dans les mailles du réseau de linine, et correspondant au suc nucléaire des auteurs; la « pyrénine », matière constitutive des nucléoles ou du moins de la plupart d'entre eux; l' « amphipyrénine », constituant la membrane nucléaire, qui sépare le noyau du protoplasma. Ces diverses substances sont caractérisées par de nom-

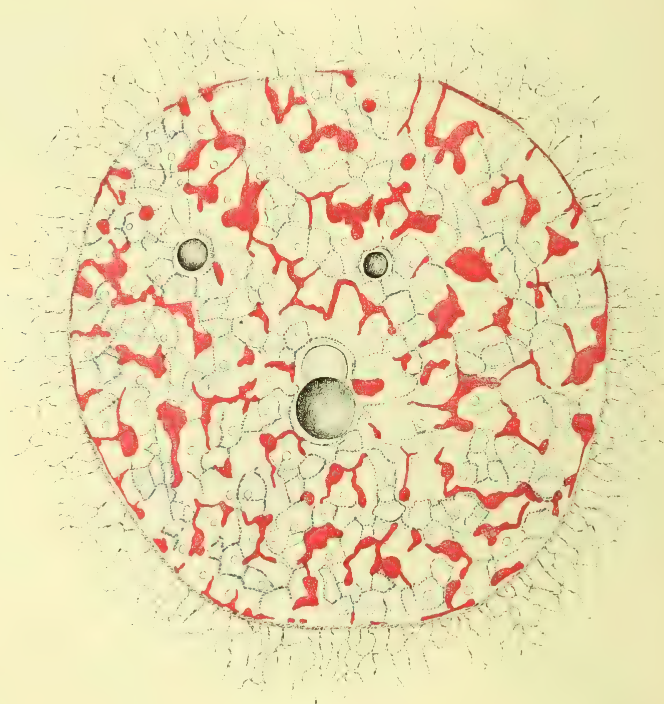


Fig. 135. — *Schéma de la structure du noyau et des substances nucléaires qui y sont contenues.* Imité de Waldeyer. Basichromatine en rouge. Oxychromatine ou lanthanine, en bleu. Le réseau de linine et les globules d'œdématine en gris.

breuses réactions microchimiques, c'est-à-dire par des réactions chimiques faites sous le microscope, qu'il est inutile d'indiquer ici.

Le traitement des cellules vivantes par les réactifs les plus divers ne permet pas d'aller au delà de ces constatations et de distinguer par des réactions chimiques autre chose que la chromatine, la linine et le suc nucléaire; car le nucléole et la membrane du noyau sont déjà reconnaissables par l'observation microscopique pure et simple. Au moyen de réactifs et de procédés d'observation spéciaux, on a pu déceler d'autres formations nucléaires (fig. 135). C'est ainsi que Heidenhain a distingué deux sortes de chromatine. L'une, qui prend électivement les matières colorantes d'aniline à fonction basique, le vert de méthyle, la safranine, par exemple, est la chromatine que nous connaissons, plus exactement nommée *basichromatine*. L'autre, jusqu'alors confondue dans le suc nucléaire, qui a la forme de granules disposés en traînées elles-mêmes arrangées en un réseau, a une réaction color-

différente de la précédente; car elle se colore exclusivement par les couleurs d'aniline à fonction acide, la fuchsine acide ou rubine par exemple, et mérite ainsi le nom d'*oxychromatine* (ou « lanthanine », de Heidenhain), c'est-à-dire substance cachée. Reinke distingue encore une substance qu'il nomme « œdématine », qui est située aussi dans le suc cellulaire et y forme des sphérules gonflées facilement par les réactifs et peu colorables. Avec d'autres auteurs, avec Schlater, par exemple, le nombre des espèces de granules différemment colorables, et par conséquent celui sans doute aussi des substances chimiques différentes que contient le noyau, augmente encore, et l'on peut concevoir qu'avec les perfectionnements de la technique histologique la liste puisse s'allonger tous les jours de ces substances nucléaires que les réactions microchimiques et notamment celles de coloration permettent de distinguer.

Ces substances distinctes, mais encore inconnues dans leur véritable composition chimique, correspondent vraisemblablement à autant d'étapes successives du chimisme nucléaire, à des phases différentes de la vie cellulaire. Elles sont donc sans doute entre elles dans de certains rapports génétiques, qui ne sont pas encore précisés. Il est par exemple presque sûr que la basichromatine et l'oxychromatine ne sont que deux états successifs d'une même substance (Heidenhain, Levi, Buehler); par exemple Buehler, étudiant la chromaticité des noyaux dans les cellules nerveuses, a vu que les jeunes cellules des embryons ont un noyau riche en basichromatine, que l'oxychromatine y paraît ensuite et augmente de quantité avec l'âge. C'est par des transformations de ce genre que l'on peut expliquer les changements de coloration du noyau observés dans le cours de la vie cellulaire.

Il est nécessaire d'exprimer dès à présent les doutes que l'on a eus sur l'interprétation des résultats fournis par les colorants de la technique histologique. On a douté en effet que les corps différemment colorables que contient le noyau correspondent à des espèces chimiques distinctes. On a nié que les réactifs colorants en usage dans la technique histologique produisent avec les substances des tissus et spécialement avec les matières nucléaires des combinaisons chimiques analogues à celles qu'on admet se faire dans l'industrie des teintures, et dont la réalité n'est d'ailleurs pas prouvée. Les colorations observées seraient dues à des causes physiques, telles que « l'attraction superficielle » exercée par les tissus, ainsi que Rawitz l'admet, et comme Fischer a cherché à l'établir expérimentalement pour des substances cellulaires artificielles.

B. **Structure du noyau**. — *a) Structure générale du noyau dans les cellules des êtres supérieurs.* — Nous avons trouvé dans le noyau et distingué par certaines réactions diverses substances figurées : des masses de chromatine, des granules d'oxychromatine, une charpente réticulée de linine, un globule de pyrénine ou nucléole, etc. Quelle place ces différentes formations prennent-elles dans la structure du noyau? Quelle est donc cette structure ?

Deux remarques importantes doivent être faites sur la structure du noyau.

Tout d'abord, comme question préalable sur laquelle il faut être fixé, les diverses formations précitées sont-elles nécessaires et constantes dans la constitution de tout noyau ; toutes les cellules les présentent-elles, et tous

les auteurs sont-ils d'accord sur leur existence ? Ce que nous avons dit plus haut de la multiplicité et de la diversité de ces substances figurées, du passage des unes aux autres, donne à supposer leur présence inconstante et leur caractère contingent. Si la chromatine paraît être une substance constante et indispensable, quelle que soit la forme sous laquelle elle se présente, le nucléole peut faire défaut. Les granules d'oxychromatine, les boules d'œdématine, n'ont été vus que dans des cas isolés et par certains auteurs, et ces formations n'ont pas encore acquis droit de cité en cytologie. Voilà donc déjà le type de constitution fondamentale du noyau débarrassé de certaines formations qui ne lui sont point essentielles.

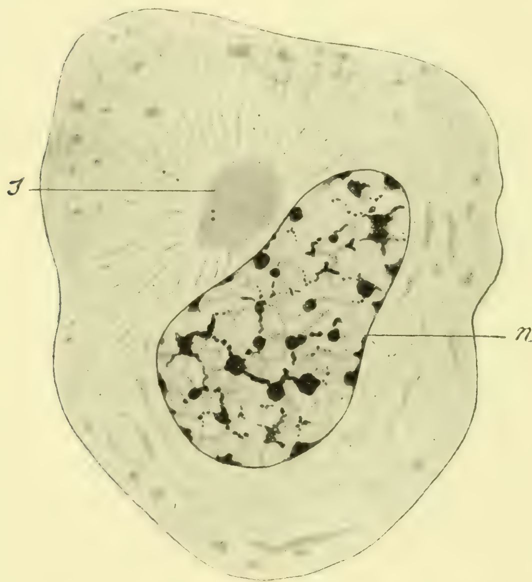


Fig. 136. — *Spermatogonie de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.) *avec les masses chromatiques du noyau.*

Le noyau *n* renferme de nombreuses masses chromatiques de forme irrégulière et anguleuse, situées aux points nodaux d'un fin réseau de linine. Dans le cytoplasme, la sphère attractive *s*, logeant un double corpuscule central, et autour d'elle l'irradiation astériforme. × 500.

En second lieu, l'aspect, les caractères chimiques, les rapports qu'affectent les substances figurées du noyau dans une cellule donnée, y demeurent-ils les mêmes et ne peuvent-ils changer avec l'évolution de la cellule ? Comme on peut le supposer d'avance, et comme on le confirmera par ce qui suit, ni les caractères de forme et de coloration, ni les rapports des formations nucléaires ne sont en réalité immuables, mais ils subissent des modifications incessantes, qui sont la traduction et l'essence même de la vie nucléaire.

α) *La chromatine et la charpente de plastine. — La chromatine est la substance caractéristique du noyau,* et pour cela doit nous occuper tout d'abord.

La chromatine se présente ordinairement sous la forme de masses de figure variable, irrégulières et anguleuses, en rapport avec le réseau de linine qui forme la charpente nucléaire, et de préférence accumulées aux nœuds de ce réseau (fig. 136). Le rapport précis de ces masses chromatiques avec la charpente plastinienne n'est pas établi. Pour les uns, la chromatine est appliquée sur les filaments de plastine, qu'elle enveloppe à peu près comme le sucre candi cristallise autour de la ficelle qui le supporte ; cela ne va pas sans admettre que la chromatine est douée de quelque consistance (Flemming). Pour d'autres, la chromatine se dispose sous forme de grains à l'intérieur du réseau plastinien ou de toute autre substance homogène (Balbiani, Strasburger). Carnoy a admis que la chromatine, substance molle

ou même presque fluide, coulait dans un étui complet que lui formait la plastine. La chromatine ne revêt pas toujours la forme de masses plus ou moins isolées. Car ces masses, on les voit se souder en un cordon chromatique bien régulier, pelotonné sur lui-même, quand la cellule se prépare à la division (stade de pelotonnement de la division cellulaire) (fig. 137). Un peu plus tard, le cordon se segmente en éléments chromatiques indépendants et d'égale longueur, appelés *chromosomes* (fig. 138). Deux faits importants sont à ce moment devenus manifestes, l'un concernant l'arrangement des chromosomes, l'autre leur constitution même. On a vu d'une part, dans certains cas typiques, d'ailleurs assez rares, que les chromosomes s'orientent librement d'une façon déterminée; ce n'est là que l'exagération d'un état qui, d'après C. Rabl et Heidenhain, existait déjà dans le noyau quiescent, dans lequel les éléments chromatiques sont disposés d'une façon spéciale, convergeant vers une même région nucléaire, le « champ polaire », et indiquant ainsi une polarité manifeste du noyau au repos. On constate, d'autre part, que les chromosomes ne sont pas des filaments réguliers, mais moniliformes et décomposés même en grains ou *microsomes* (« caryomicro-

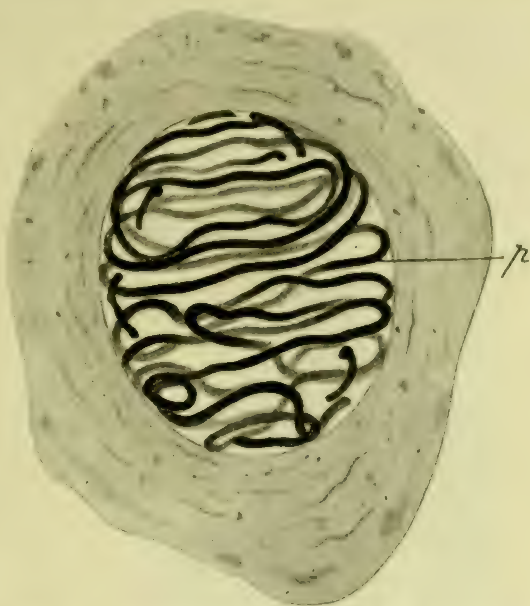


Fig. 137. — *Spermatogonie de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.) *au début de la division, avec peloton chromatique.*

p, peloton chromatique. La sphère attractive n'est pas visible. × 500.

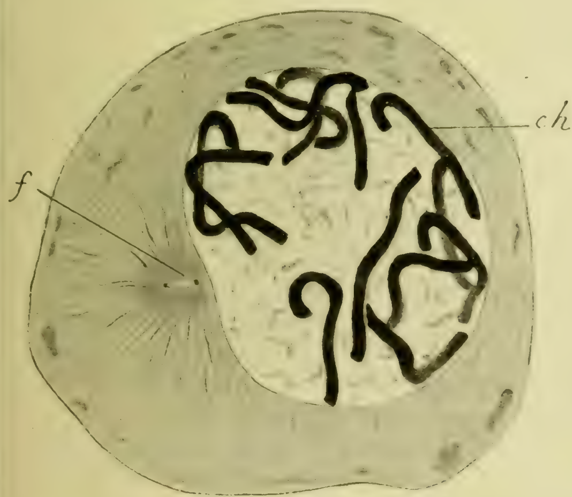


Fig. 138. — *Spermatogonie de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.), *en division, avec chromosomes.*

Le peloton chromatique *ch* s'est coupé en éléments distincts ou chromosomes. — La sphère attractive a formé un petit fuseau *f*, aux extrémités duquel se trouvent les corpuscules centraux. × 500.

somes » des auteurs, « chromioles » d'Eisen), qui se succèdent en une seule file, comme Balbiani et Pfitzner l'ont surtout décrit. Transportés dans le domaine spéculatif, ces microsomes sont devenus des unités morphologiques et physiologiques auxquelles on a attaché une grande importance ; ce sont les *ides* de Weismann.

Pour quelques auteurs, Carnoy le premier, ce n'est pas seulement aux approches de la division cellulaire, c'est encore pendant tout le repos de la cellule que la chromatine est disposée en un boyau continu. C'est là une généralisation à coup sûr erronée ; mais cette disposition existe certainement dans quelques noyaux tout au moins, tels que ceux des glandes salivaires des larves de Chironomes (fig. 139). Dans ces noyaux, le boyau chromatique offre une structure très particulière ; il est segmenté transversalement en bandes alternativement claires et sombres (Balbiani) (fig. 139).



Fig. 139. — *Noyau d'une cellule des glandes salivaires de la larve de Chironome* (Chironomus plumosus L.).
ch, boyau chromatique segmenté, plongeant dans une masse grenue, le suc nucléaire. — *n*, nucléole dans lequel s'enfonce l'une des extrémités du boyau chromatique. Etat frais, vert de méthyle. ×250.

Non seulement la forme et les rapports de la chromatine varient, mais encore sa colorabilité, et par suite celle du noyau tout entier, est sujette à changer. Le fait a été signalé par beaucoup d'auteurs, et il est facile à constater dans les cellules des glandes, où l'on voit, selon la phase d'activité de la cellule glandulaire, le noyau passer de la teinte rose à la couleur violette, si l'on a fait usage, par exemple, de safranine et de violet acide. Ces changements de coloration paraissent dus à la coloration d'un suc nucléaire où sont plongés les éléments chromatiques. Ils peuvent être en réalité expliqués soit par la formation nouvelle dans ce suc nucléaire d'une oxychromatine dont la couleur propre venant s'ajouter à celle de la basichromatine modifie la teinte générale du noyau, soit par la transformation en oxychromatine d'une partie de la basichromatine préexistante.

En dernière analyse, les changements de coloration qu'offre la chromatine du noyau pendant le cycle de la vie cellulaire tiennent sans doute aux vicissitudes que subit la substance prééminente du noyau, l'acide nucléique, au cours des processus d'élaboration qui se déroulent dans la cellule (Wilson). Pendant la phase végétative de la cellule, cette substance paraît entrer en combinaison avec la substance protéique, avec l'albumine, pour former une nucléine.

Pendant la période reproductrice ou de division cellulaire, l'albumine, décomposée, laisse la substance des chromosomes à l'état d'acide nucléique à peu près pur.

β) *Le nucléole.* — Le nucléole apparaît sous l'aspect d'un petit corps réfringent, comme une sorte de petit noyau dans le grand, bref comme un nucléole. Habituellement unique et de grande taille, il peut être remplacé par plusieurs nucléoles peu volumineux disséminés dans le champ nucléaire.

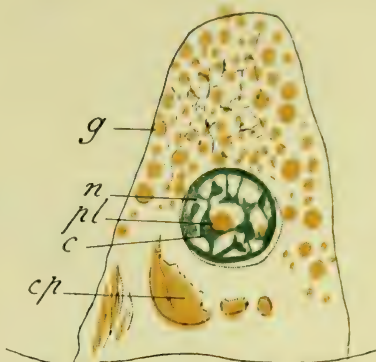


Fig. 140. — *Cellule glandulaire du pancréas de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.), *montrant le nucléole ou plasmosome.*

n, noyau. — *cs*, caryosomes. — *pl*, plasmosomes (nucléoles). — *cp*, corpuscules paranucléaires ou *Nebenkorper*. — *g* grains de sécrétion. × 500.

Les études qu'on a fait ultérieurement de ce corps montrent qu'on avait confondu sous une même dénomination des choses distinctes, qu'il y avait à distinguer *plusieurs sortes de ncléoles* (jusqu'à 4, d'après Carnoy). Puis, la période de l'analyse et des distinctions passée, on vit que ce ne sont là souvent que des états successifs d'une seule et même formation. Le nucléole se distingue des masses chromatiques parce qu'il ne prend pas les colorants spéciaux de la chromatine, mais retient les teintures qui

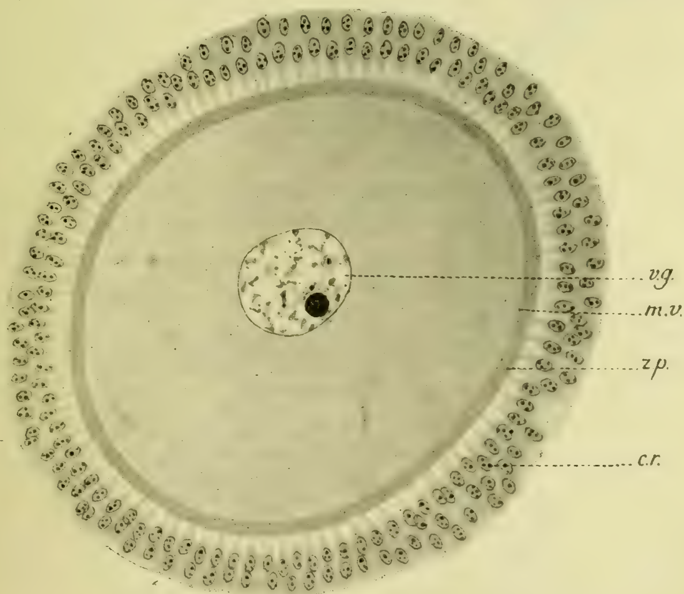


Fig. 141. — *Œuf d'une Chienne adulte, avec la tache germinative.*
vg, vésicule germinative, avec la tache germinative. — *mv*, membrane vitelline. — *zp*, zone pellucide. — *cr*, *corona radiata.* × 400.

colorent le cytoplasma, les teintures « plasmatiques » ; cette différence de colorabilité avec la chromatine répond à sa constitution par une substance

spéciale, distincte de la chromatine, la pyrénine de SCHWARZ et ZACHARIAS. De là le nom de *nucléole plasmatique,* ou encore celui de *plasmosome*, par opposition à celui de *caryosomes*, dont on se sert pour désigner les masses ou corps chromatiques (fig. 140).

Au lieu ou bien à côté et en plus de ces nucléoles plasmatiques, que l'on considère comme des nucléoles vrais, il peut exister dans le noyau de beau-

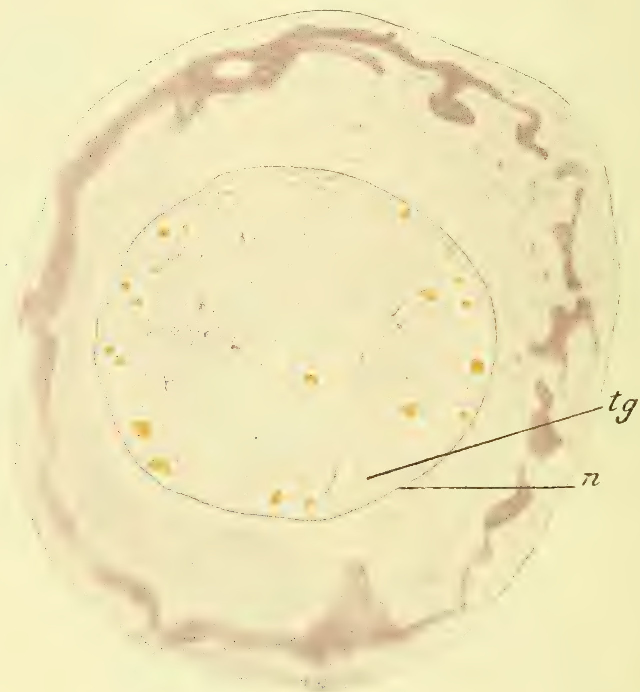


FIG. 142. — *Œuf immature d'un Crapaud* (Bufo vulgaris LAUR.), *avec nombreuses taches germinatives.* *n*. noyau. — *tg*. taches germinatives. × 500.

coup de cellules des corps qui n'ont du nucléole que la forme, des pseudo-nucléoles, que FLEMMING et CARNOY ont distingués des véritables nucléoles sous les noms de *nucléoles chromatiques* et de « nucléoles nucléiniens » ; car ce ne sont que des caryosomes arrondis et volumineux, colorables par les réactifs de la chromatine. Dans les œufs en voie d'accroissement, il existe un semblable nucléole, très volumineux, qu'on appelle *tache germinative* ; en lui se trouve concentrée toute la chromatine du noyau de l'œuf (fig. 141). La tache germinative éprouve dans l'œuf des Amphibiens et en général dans les œufs riches en vitellus, à mesure que l'œuf mûrit, d'importants changements ; tandis qu'en effet, dans l'œuf immature et très jeune, elle est, comme d'habitude, unique et volumineuse, elle se divise dans des œufs non encore mûrs, mais plus âgés, en une ou plusieurs centaines de globules d'inégale grandeur, distribués surtout à la périphérie du noyau (fig. 142).

La distinction des nucléoles plasmatiques et des nucléoles chromatiques n'est pas aussi tranchée qu'on pourrait le croire, et l'on a dû créer la

catégorie des nucléoles mixtes pour des corps nucléolaires qui prennent indifféremment les couleurs basiques et acides d'aniline.

A cette question des vrais nucléoles plasmatiques et des pseudo-nucléoles chromatiques se rattache celle de l'érythrophilie et de la cyanophilie des nucléoles, soulevée par Auerbach. Cet auteur, en employant des mélanges de teintures, avait observé que les noyaux ne se comportent pas tous de la même façon. Il fut ainsi conduit à admettre dans tout noyau l'existence de deux substances nucléolaires, l'une cyanophile, ne prenant que les matières bleues ou vertes, l'autre érythrophile, exclusivement colorée par les matières colorantes rouges ou jaunes, et il en vint à considérer tout noyau comme hermaphrodite, parce que la substance cyanophile serait de qualité mâle, la substance érythrophile de qualité femelle. Le fait de l'érythrophilie et de la cyanophilie des nucléoles, qu'on a renoncé à expliquer par l'hypothèse bizarre de son inventeur, et même de tout autre façon, est un des nombreux indices encore inutilisés que l'on possède sur le sens du chimisme nucléaire.

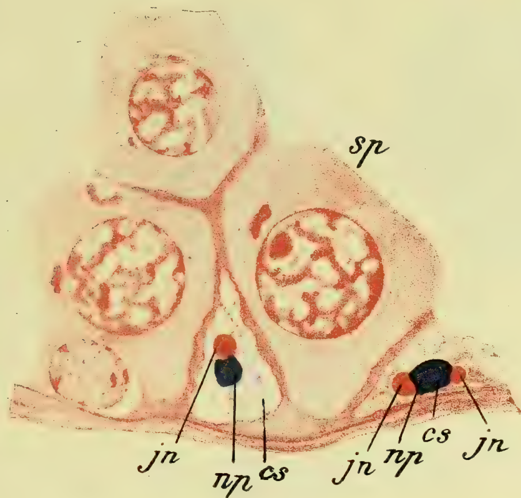


Fig. 143. — *Partie périphérique du tube séminifère d'un Cobaye, avec les cellules de Sertoli offrant l'appareil nucléolaire compliqué.*

sp, spermatocytes. — *cs*, noyaux des éléments fixes ou de Sertoli.— *np*, nucléole principal. — *jn*, corps juxtanucléolaire. ×500.

Au lieu d'être simple, comme c'était le cas précédemment, le nucléole représente parfois une formation compliquée. Le complexe nucléolaire le mieux connu est le suivant, qu'on trouve surtout dans les œufs, mais aussi dans quelques autres éléments cellulaires, tels que les cellules de Sertoli du tube séminifère, diverses cellules glandulaires, etc. Leydig et Flemming ont constaté depuis longtemps que la grosse tache germinative qui représente le nucléole des œufs comprend deux corps de taille inégale, différemment colorables, parfois séparés, mais en général accolés, l'un coiffant l'autre (fig. 143). Si l'on considère l'un comme le « nucléole principal » (*Hauptnucleolus*), on pourra appeler l'autre le « corps juxtanucléolaire » (P. Bouin). On peut donc parler d'un véritable appareil nucléolaire, composé de deux parties différentes : l'une, le nucléole principal, formé de chromatine, serait le terme de l'évolution de l'autre ou des autres, les corps juxtanucléolaires ou nucléoles accessoires ; cette évolution aboutirait (O. Hertwig, Haecker) à la constitution d'un nucléole vrai.

Non seulement le nucléole peut être une formation complexe, mais

aussi, au lieu d'être homogène, comme c'est le cas habituel, il offre parfois une structure. CARNOY, dans certaines cellules, comme celles de Spirogyre, l'avait décrit comme un noyau en miniature renfermant un peloton chromatique. Bien d'autres complications structurales ont été signalées dans certains nucléoles : un grain central ou nucléolule, des vacuoles, une membrane d'enveloppe, etc.

Quant à leur relation avec les autres parties du noyau, les pseudo-nucléoles, n'étant que des portions de la masse chromatique, ont les mêmes rapports que celle-ci avec le réseau de plastine. Les vrais nucléoles sont libres au contraire de toute connexion avec la charpente plastinienne et avec la masse chromatique, ce qui explique les déplacements qu'ils peuvent offrir et que plusieurs auteurs ont constatés.

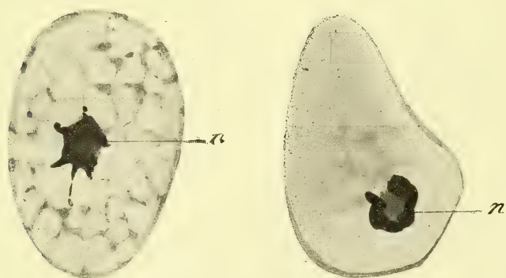


FIG. 144. — *Deux globules de la levure* Saccharomyces pastorianus.

Noyau *n*, sous forme d'un corps chromatique, étoilé dans l'un, annulaire dans l'autre. D'après une préparation de M. BOUIN. × 1500.

Le nucléole, tout comme la chromatine, est soumis à d'importants changements, et ne demeure pas identique à lui-même. Il peut se fragmenter en plusieurs nucléoles accessoires ; il peut même disparaître et disparaît en effet au cours de la division cellulaire, ou bien pendant l'acte sécrétoire de la cellule glandulaire. Ces phénomènes seront exposés dans le livre consacré à la division cellulaire.

γ) *Suc nucléaire.* — Ce qui reste dans le noyau, départ fait de la chromatine, du nucléole et de la charpente plastinienne, constitue le *suc nucléaire* des auteurs (« paralinine » de SCHWARZ, « achromatine » de FLEMMING), substance qu'il ne faudrait pas regarder comme absolument achromatique, mais qui est douée d'une colorabilité analogue à celle de la linine et seulement moindre que dans cette dernière. Le suc nucléaire doit être considéré comme un mélange complexe de substances très variées qui n'ont pas pris forme dans la constitution du noyau. C'est de ce suc nucléaire qu'ont été en quelque sorte extraites l'oxychromatine et l'œdématine, qui y avaient été auparavant confondues. Outre ces substances, on a signalé accidentellement dans le suc nucléaire des enclaves très variées, telles que de l'amidon, de la graisse, de la chlorophylle et d'autres fragments ; et nous avons décrit plus haut (p. 86) les cristaux protéiques du noyau.

δ) *Membrane nucléaire.* — Le noyau enfin est séparé le plus habituellement du cytoplasme par une membrane nucléaire. On a d'ailleurs confondu sous ce vocable des choses différentes, et surtout on n'est pas d'accord sur le fait essentiel de la séparation réelle des deux parties de la cellule.

Sur le premier point, on n'a pas décrit moins de trois sortes de membranes autour du noyau. La chromatine, en se condensant à la périphérie du noyau, peut former à ce dernier une membrane chromatique, qui n'a pas d'indivi-

dualité propre et qui se rattache à la masse chromatique générale. En dehors de cette membrane, il en existe une autre qui est la véritable membrane nucléaire, constituée pour Schwarz par une substance spéciale, l' « amphipyrénine ». Puis à l'extérieur de cette enveloppe périnucléaire, appartenant au noyau, s'en trouve encore une autre, d'après Flemming et d'autres auteurs, qui dépend du cytoplasme et forme la limite intérieure du cytoplasme vis-à-vis du noyau, qui est par conséquent non plus périnucléaire, mais endocellulaire.

Quant à savoir, en second lieu, si la membrane nucléaire vraie sépare réellement le noyau du cytoplasme, et si les deux parties de la cellule sont simplement juxtaposées, c'est là une question qui a été fort discutée. Avec Kölliker, Carnoy, Reinke, on admet généralement que la membrane nucléaire, qui apparaît comme une simple ligne, est en réalité formée par la charpente plastinienne et représente une sphère creuse en laquelle se confondent et se donnent rendez-vous les réseaux plastiniens du cytoplasme et du noyau ; cette membrane serait donc bien plus unissante que séparatrice.

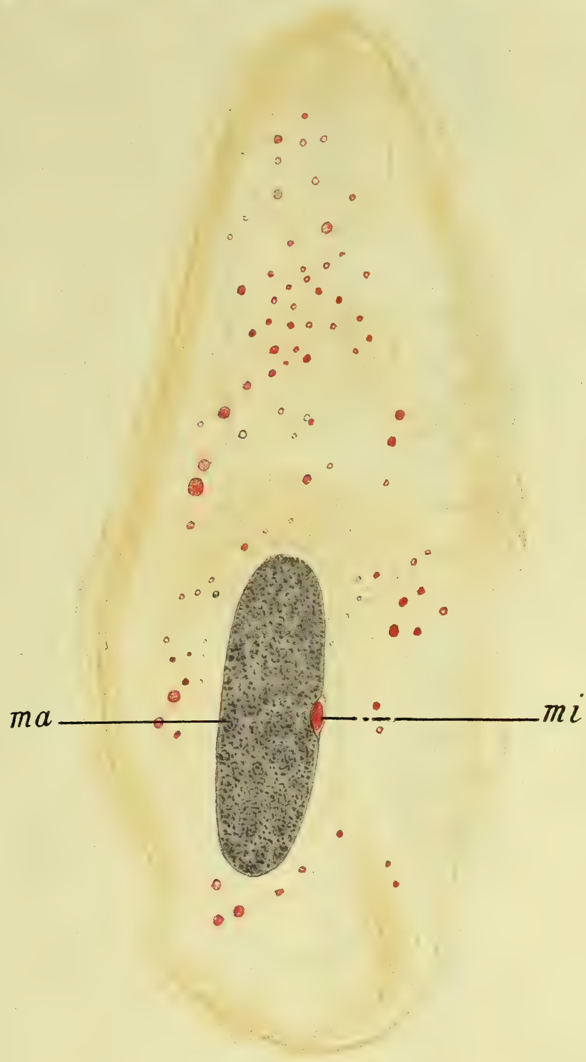
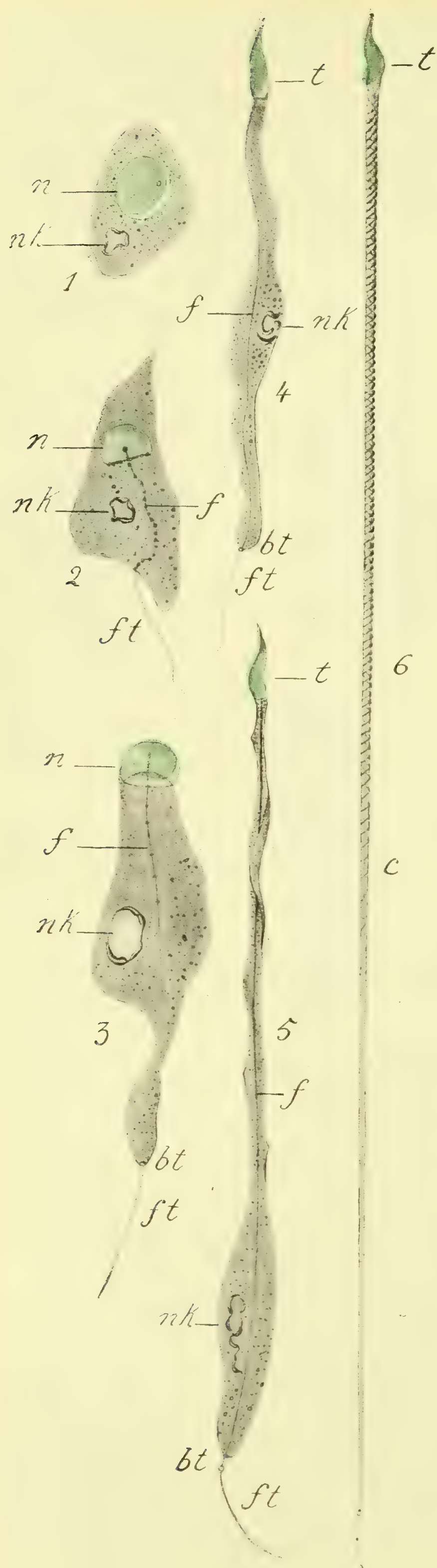


Fig. 145. — *Infusoire de l'intestin d'un Triton montrant le macronucléus et le micronucléus.*

ma, macronucléus. — *mi*, micronucléus. × 500.

b) *Le noyau dans quelques organismes inférieurs.* — La description qui précède s'applique au noyau des animaux et des végétaux supérieurs ; chez beaucoup d'êtres unicellulaires, la constitution du noyau est la même ; chez d'autres unicellulaires, elle mérite une description spéciale.



Dans un grand nombre de plantes inférieures, le noyau est si petit qu'il a été longtemps méconnu, par exemple chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes, où Schmitz et Strasburger l'ont découvert il y a une vingtaine d'années; puis on lui a accordé une structure particulière; et enfin on a reconnu qu'il était redevable de cette prétendue structure spéciale surtout à sa petitesse. Chez les Saccharomycètes ou levures, le noyau, tour à tour admis et nié, a été reconnu définitivement par plusieurs auteurs, et pourvu par les plus récents (Dangeard, Henneguy, M. Bouin) d'une structure très simple, mais réelle, consistant en globules chromatiques se détachant sur une substance fondamentale achromatique (fig. 144). D'après cela, on peut supposer que les noyaux les plus petits que nous connaissions chez les êtres les plus inférieurs ne sont ni homogènes ni doués d'une structure propre, mais offrent la constitution des autres noyaux, rendue ici moins distincte par leur petitesse et par l'insuffisance de nos moyens d'observation.

Chez les Infusoires Ciliés ou du moins chez la grande majorité d'entre eux, existe une disposition très spéciale. Il y a ici deux sortes de noyaux. L'un, le glus gros et le plus apparent, est le noyau proprement dit, ou *macronucléus*; l'autre, plus petit et plus difficile à voir, est appelé *micronucléus* (fig. 145)

Fig. 146. — *Changements du noyau dans la transformation des spermatides en spermatozoïdes chez* Helix pomatia L.

1-6, stades successifs. — 1, la spermatide primitive. — 6, le spermatozoïde définitif. Le noyau *n* est figuré en vert (vert de méthyle); il est devenu en 6 la tête *t* du spermatozoïde. — *nk*, le *Nebenkern*. — *f*, filament caudal, différencié dans le cytoplasme de la spermatide. — *ft*, filament terminal de la queue. — *bt*, bouton terminal. — *c*, queue du spermatozoïde. × 750.

Le micronucléus n'est qu'un simple globule chromatique logé le plus souvent à côté du macronucléus, dans une anfractuosité de la surface de ce dernier. Le macronucléus a une forme variable : tantôt il est entier, elliptique ou arrondi, tantôt réniforme ou rubané (Vorticellides), tantôt enfin (Stentor, Spirostome) découpé en articles, qui peuvent se séparer à certains moments et se disséminer en grand nombre dans le corps de l'Infusoire (*Urostyla*) pour se réunir ensuite à nouveau. Le micronucléus ne présente de structure qu'au moment de la division, et passe successivement alors par les états qui caractérisent en général ce phénomène. Quant à la constitution du macronucléus, elle offre les mêmes particularités que le noyau ordinaire ; entouré d'une membrane nucléaire, le macronucléus renferme des masses chromatiques ou, dans certaines espèces, un noyau chromatique continu, plongé dans une substance achromatique ou plutôt différemment colorable.

c) Changements et différenciation de la structure du noyau. — Le noyau subit, avec les progrès de l'âge, des changements qui peuvent aboutir à une différenciation complète et irrévocable. Ce sont d'abord des changements de forme. Le noyau des cellules séminales, pour devenir la tête des spermatozoïdes, s'allonge, comme on le sait, de plus en plus (fig. 146). Les changements de forme s'observent non seulement dans des éléments qui, comme les spermatozoïdes, sont très différenciés et suivent une rapide évolution, mais même dans des cellules en apparence figées dans leur forme. Ballowitz, en étudiant chez des Chats d'âge différent l'endothélium postérieur de la cornée transparente, a vu que le noyau, d'abord arrondi, s'excave et devient de plus en plus creux avec l'âge sous l'effort de la sphère logée dans sa concavité.

La structure du noyau subit aussi d'importantes modifications, dont les noyaux des cellules sexuelles offrent les meilleurs exemples. Ceux des œufs surtout ont fait l'objet de recherches importantes, de Born et de Rückert par exemple. Selon les observations de Born sur le Triton, l'œuf ovarien primordial ou ovogonie devient un œuf définitif ou ovocyte à la suite de transformations structurales de son noyau, qui rappellent en partie celles des premiers stades d'une division cellulaire ; elles consistent essentiellement dans la transformation du réseau chromatique en un peloton et en filaments chromatiques, dans l'apparition de nombreux nucléoles périphériques, dans la disparition des filaments chromatiques, qui en réalité persistent mais sous une forme très divisée, diffuse et mal colorable. C'est seulement ensuite, quand l'ovocyte a atteint un diamètre d'un demi-millimètre, et que du vitellus commence à s'y former, que réapparaît dans le noyau une structure chromatique caractéristique et facilement reconnaissable. Mais nulle part les changements structuraux ne sont aussi profonds que dans le noyau des cellules séminales (spermatides) lors de leur différenciation en spermatozoïdes (fig. 146). Ce noyau, qui offrait encore dans la spermatide les caractères structuraux d'un corps nucléaire ordinaire, perd peu à peu ces caractères et se réduit à un globule chromatique compact et homogène, en devenant la tête du spermatozoïde.

Enfin, la colorabilité du noyau se modifie beaucoup aussi, nous l'avons vu, au cours des diverses phases de la vie cellulaire. Nous avons vu l'oxychro-

matine et la basichromatine se succéder, colorées d'une façon différentielle ; le nucléole tour à tour être érythrophile et cyanophile ; le suc nucléaire, incolore d'ordinaire, se colorer à de certains moments.

d) *Doctrines de la structure du noyau.* — Les diverses formations dont le noyau est composé étant soumises à des changements, on comprend que le noyau puisse offrir successivement divers aspects morphologiques qui correspondent à autant de structures fonctionnelles de cet organe cellulaire. Ceux qui, ayant observé sur tels noyaux un certain aspect, ont voulu généraliser et appliquer à tous les noyaux les résultats obtenus avec quelques-uns, ont créé des doctrines de la structure du noyau. Ces doctrines ne sont que la copie de celles qui ont eu cours pour le cytoplasme, et ici comme là on peut les ramener à trois principales.

Pour l'une, il n'y a dans le noyau, en fait d'éléments figurés, que des grains séparés par de la substance intergranulaire. On ne voit très souvent effectivement dans le noyau, dans celui par exemple des glandes filières des chenilles, que des grains juxtaposés, qui, dans cet exemple, sont de nature différente, les uns basichromatiques, les autres oxychromatiques. Altmann a étendu au noyau sa conception du cytoplasme et y a voulu retrouver, malgré de sérieuses difficultés, les granules et la substance intergranulaire.

Dans une autre doctrine, le noyau offre une structure filamenteuse ou réticulée, parce que les éléments importants de sa constitution, les éléments chromatiques par exemple, sont disposés dans le noyau sous forme de filaments, de cordons. Les uns trouvent ces filaments indépendants les uns des autres. D'autres auteurs, comme Carnoy, les voient soudés, même à l'état de repos de la cellule, en un cordon ou boyau continu, enroulé en peloton serré. La plupart admettent, avec des variantes souvent importantes, que les filaments chromatiques sont anastomosés en un réseau (Flemming, C. Rabl, M. Heidenhain, etc.) superposé au réseau plastinien ; les éléments constituants du noyau sont donc disposés selon le type réticulé.

Conformément, enfin, à sa théorie générale de la constitution du protoplasma, Bütschli retrouve dans le noyau la structure alvéolaire qu'il attribue au cytoplasme et ramène à un système d'alvéoles la structure fondamentale du noyau.

Il faut bien reconnaître d'ailleurs qu'aucune de ces doctrines n'est véritablement irréductible. Altmann a bien été obligé de faire un amendement à sa théorie granulaire pour la concilier avec l'existence des chromosomes, segments chromatiques indépendants ; il lui a fallu admettre que les granules peuvent se sérier bout à bout en des filaments et former ainsi les chromosomes. Inversement nous avons vu que les chromosomes sont composés de grains ou caryomicrosomes ; d'où les partisans de la théorie filamenteuse et réticulée du noyau sont bien obligés de supposer à leurs filaments et aux travées de leur réseau une structure intime granulaire. On est ainsi conduit à admettre dans le noyau l'existence de deux structures, dont l'une comprend l'autre : une structure grossière, filamenteuse et réticulée, une structure fine, granuleuse.

e) *Conception des rapports entre la morphologie et le chimisme du noyau.* — Pour se faire d'abord une idée du mouvement chimique dont le noyau est le siège, il faut considérer que ce mouvement doit être, sinon moins actif, du

moins plus uniforme et plus régulier que celui qui se passe dans le cytoplasma. Qu'on examine en effet une cellule adipeuse en voie de transformation graisseuse et une cellule adipeuse complètement chargée de graisse, le cytoplasma sera dans les deux cas bien différent; le noyau sera demeuré apparemment le même. Dans cette cellule, le cytoplasma se remplit de graisse, dans cette autre de mucus, dans une troisième de glycogène ; il n'y a pas parallèlement dans ces cellules de noyaux graisseux, muqueux, glycogénique ; les noyaux sont à peu près les mêmes, autant que nous le montrent nos moyens actuels, tandis que les cytoplasmes sont si différents. La cause de cette ressemblance de tous les noyaux est dans la constance des produits qui leur arrivent du dehors ; et celle-ci est due elle-même à ce que le cytoplasme qui est directement en rapport avec le monde extérieur à la cellule et qui en sépare le noyau, filtre les substances cellulaires, en retenant la plupart, et ne laissant passer que toujours les mêmes. La conséquence de la constance des substances qui parviennent au noyau est que le mouvement chimique nucléaire sera plus régulier et plus uniforme que celui du cytoplasme ; de l'uniformité et de la régularité des processus chimiques nucléaires découlera la formation dans le noyau de substances plus constantes et mieux déterminées. De même qu'un carnivore et un herbivore fabriquent avec des aliments bien différents les mêmes substances constitutives des tissus et les mêmes humeurs, de même avec des matériaux différents reçus et élaborés par le protoplasma, le noyau forme des substances qui sont fondamentalement les mêmes dans toutes les cellules, comme en premier lieu la nucléine. *La composition chimique du noyau, mise en regard de celle du protoplasma, se distingue donc par sa fixité.* Le noyau est le dépôt de substances fixes, mises à l'abri des variations produites par les influences extérieures. On n'y trouve pas d'enclaves, d'inclusions, variables d'une cellule à l'autre, comme qualité et comme quantité. Toutes choses égales d'ailleurs, dans deux cellules voisines ou même éloignées, les noyaux sont chimiquement identiques, et les mêmes substances s'y retrouvent. Un des résultats les plus importants des recherches faites sur l'organisation du noyau est que celui-ci a fondamentalement les mêmes caractères dans des cellules très différentes, comme les cellules végétales et animales.

D'après cela, le mouvement chimique doit être beaucoup plus lent dans le noyau que dans le protoplasma. Au protoplasme les décompositions brusques, les dédoublements immédiats; au noyau l'évolution lente de la substance vers le terme, qui est incontestablement la nucléine. On doit donc trouver dans le noyau, fixées morphologiquement, toute une série d'étapes chimiques de la matière nucléaire, sous forme de substances différemment colorées par les réactifs et différemment figurées : le nucléole, les granules d'oxychromatine, la basichromatine, etc. Le noyau contient à l'état de parties structurées des stades de l'évolution chimique, dont on ne saurait trouver l'analogue dans le protoplasma.

De là la fixité structurale du noyau. Car si dans le protoplasma la structure varie avec l'espèce de cellule que l'on considère, dans les noyaux il ne paraît pas en être de même, et diverses cellules, traitées par les mêmes réactifs, semblent présenter une constitution identique de leurs noyaux. Suivant les réactifs employés, selon les observateurs, mais non selon les cel-

lules, la constitution nucléaire sera celle-ci ou celle-là, granuleuse ou réticulée. Et si elle varie avec les cellules, ses variations seront bien plutôt fonction de l'état physiologique que de la qualité spécifique de la cellule. On distinguera le noyau d'une cellule au repos et celui d'une cellule en division, mais on ne fera que mal ou point du tout la distinction entre le noyau d'une cellule conjonctive et celui d'une cellule épithéliale, toutes deux en division; le noyau pourra être différent dans une cellule glandulaire en voie d'élaboration et dans une autre où le produit élaboré est rejeté; mais il paraîtra le même dans deux cellules glandulaires différentes qui toutes deux ont excrété le produit fabriqué. Il y a dans la structure du noyau un élément de variation de moins; c'est l'individualité cellulaire examinée. On ne veut pas dire par là que le noyau manque de cette individualité. Bien au contraire; car on verra plus loin qu'il est le dépositaire de la caractéristique individuelle de chaque cellule. On entend seulement que cette individualité qui réside en lui est de telle nature qu'elle ne se distingue pas sous le microscope.

CHAPITRE IV

Le centre cellulaire.

ARTICLE PREMIER. — LE CENTRE CELLULAIRE DANS LA CELLULE EN DIVISION

Depuis longtemps (1876), on avait plus ou moins bien vu et bien décrit, aux pôles de la figure de division des cellules ordinaires et surtout des œufs, de petits corps qui se présentaient habituellement sous la forme de taches arrondies et plus claires, desquelles irradiaient en tous sens de nombreuses stries. VAN BENEDEN montra le premier, dans un travail d'ensemble sur la maturation, la fécondation et la division de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*, la réalité substantielle de ces corps et sut les isoler pour ainsi dire du cytoplasme. En raison de leur situation aux pôles de la figure de division, il leur donna le nom de *corpuscules polaires*. Quelques années plus tard, VAN BENEDEN et BOVERI firent voir sur le même objet, sur les œufs de cet Ascaride, que les corpuscules polaires dérivent de la bipartition, effectuée dès le début de la division cellulaire, d'un corpuscule unique qui est situé en plein protoplasma au milieu de la cellule et qui mérite pour cette raison le nom de *corpuscule central* ou *centrosome* (fig. 147). Quant aux stries qui, irradiant du corpuscule polaire, donnaient à l'ensemble l'aspect d'une étoile, d'un soleil, et lui avaient valu le nom d'*aster*, elles sont dues à des fibres spéciales qui partent du corpuscule central, sur lequel elles s'insèrent, et vont se perdre dans le protoplasma en se continuant avec les travées de la charpente cytoplasmique (fig. 147). Ces fibres se montrent souvent moniliformes, offrant de distance en distance et à des intervalles réguliers des nodosités ou cytomicrosomes. Comme la distance qui sépare les cytomicrosomes est la même dans toutes les fibres radiées, il en résulte que ces microsomes forment autour du centrosome des couronnes concentriques parfois très régulières. Le corpuscule central n'est pas habituellement nu dans le protoplasma, mais très souvent il est englobé dans une sphère de substance spéciale, divisible elle-même fréquemment en une zone interne ou « médullaire » claire, et une zone externe ou « corticale » sombre et plus colorables ; à cette sphère VAN BENEDEN a donné le nom de *sphère attractive*, en raison des propriétés physiologiques qu'il lui attribua ; mais comme ces propriétés ne sont rien moins que définitivement établies, mieux vaut peut-être remplacer cette dénomination par celles de *centrosphère* (STRASBURGER) ou d'*astrophère* (M. HEIDENHAIN), qui ne préjugent

en rien la fonction, qui sont purement morphologiques et rappellent seulement les relations de la sphère avec le centrosome et avec l'aster. De même que les deux corpuscules polaires dérivent de la division d'un seul corpuscule central, de même les deux sphères attractives et les deux asters qui en émanent proviennent de la division d'une seule sphère attractive et d'un seul aster qui entouraient le corpuscule central unique. De la sorte, conclut van Beneden, le corpuscule central et la sphère attractive, se divisant dans la cellule et dans ses descendants, ne manquent à aucun moment dans la cellule, dont ils sont des organes permanents. De plus, ils ne doivent faire défaut à aucune cellule et sont par conséquent des organes cellulaires constants. Ce sont aussi, le corpuscule central particulièrement, des organes *sui generis*, ayant une place distincte dans la constitution cellulaire, à côté du noyau et du protoplasma.

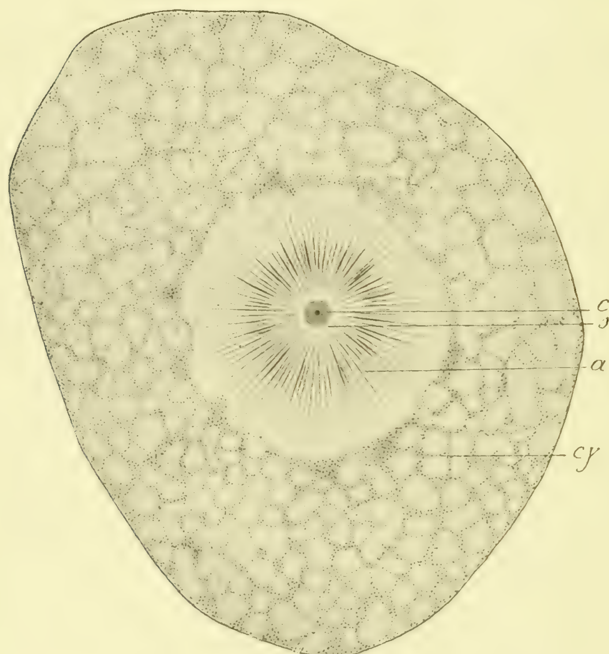


Fig. 147. — *Centre cellulaire dans un ovocyte d'*Helix pomatia L. *c*. centrosome (renfermant un grain plus petit et plus coloré, le centriole). — *s*, sphère (zone claire ou médullaire). — *a*, aster. — *cy*, cytoplasme ordinaire. × 1000. D'après une préparation d'Ancel.

L'ensemble de la sphère attractive, avec le corpuscule central, qui est inclus et les rayons de l'aster qui en partent, représente un *centre cellulaire*, autour duquel est en effet centrée la substance tout entière de la cellule et qui en représente réellement le *centre morphologique* et *physiologique*. Le centrage cellulaire est le plus évident, et le centre cellulaire est par suite le plus développé dans les cellules en division. Ce sont donc à ces cellules qu'on doit s'adresser si l'on veut prendre facilement et rapidement connaissance du centre cellulaire dans son état de développement maximum. On trouvera plus loin (livre IX) une étude plus approfondie du centre cellulaire dans les éléments en division. Dans ce chapitre, il ne doit être question que des cellules au repos, et non en division, sur lesquelles nous devons chercher à retrouver le centre cellulaire que l'examen des cellules en voie de division nous a tout d'abord montré.

Dans une cellule en division, le centre cellulaire comprend trois parties essentielles, concentriques l'une à l'autre : le corpuscule central, ou centro-

some, la sphère, l'aster. Le centrosome est ce corpuscule très chromatique, formé d'une substance plus ou moins analogue à la chromatine nucléaire, qui occupe le centre de la sphère. Celle-ci est constituée par une substance plus ou moins électivement colorable, constituée qu'elle est, selon Boveri, par une matière protoplasmique spéciale, l'archoplasma. L'aster est l'ensemble des filaments qui rayonnent de la sphère dans le corps cellulaire, et que forme une substance distincte aussi du protoplasme ordinaire, le kinoplasme de Strasburger, que nous connaissons déjà.

Article 2. — LE CENTRE CELLULAIRE DANS LES CELLULES AU REPOS

Dans des centaines de travaux qui succédèrent à ceux de van Beneden, on confirma l'existence d'un centre cellulaire, qu'on retrouva non seulement dans les cellules en division, mais encore dans des cellules en repos et dans les éléments les plus divers, des cellules conjonctives et des globules blancs comme des cellules nerveuses, des cellules normales comme des éléments pathologiques.

Ces recherches, notamment celles qui avaient pour objet des cellules au repos, ne devaient pas être, il faut bien le penser, la simple confirmation des premiers résultats. Portant sur des cellules variées, elles devaient montrer le centre cellulaire sous des aspects nouveaux, et conduire ainsi à modifier sur beaucoup de points le schéma primitif, et surtout, en suscitant des interprétations nouvelles, élargir considérablement l'idée première qu'on s'en était faite. C'est ce que nous allons rapidement constater. Les modifications que le schéma du centre cellulaire, examiné dans une cellule en division, va présenter dans des cellules quiescentes, pourront être envisagées à deux points de vue. D'une part, on verra le centre cellulaire, considéré dans son ensemble, se simplifier et se réduire, par la disparition d'une ou de deux des parties constitutives qu'il offrait dans la cellule en division. D'autre part, chacune de ces parties elle-même pourra revêtir dans la cellule au repos des caractères différents de ceux que nous lui connaissons dans un élément qui se divise.

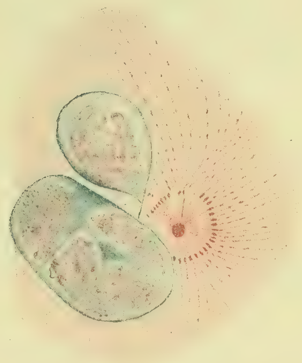


Fig. 148. — *Leucocyte binucléé de* Salamandra maculosa Laur., *avec centre cellulaire.*

Le noyau renferme de la basichromatine (vert) et de l'oxychromatine (rouge). A côté de lui, la sphère entourant le centrosome; de celui-ci partent en rayonnant les fibres de l'aster, qui portent des nodosités ou cytomicrosomes et qui atteignent la périphérie de la cellule ; autour de la sphère, les cytomicrosomes plus épais forment une couronne régulière et très marquée. × 1500. D'après Heidenhain.

Voici d'abord, sous le premier point de vue, les divers cas qui peuvent se présenter.

L'appareil complet peut persister dans certaines cellules que l'on con-

sidère comme des éléments au repos. Ainsi, dans les leucocytes de la Salamandre, dans les cellules épithéliales des Salpes, il résulte des observations de Flemming, Heidenhain, Ballowitz, qu'un centre cellulaire paraissant complet siège à côté du noyau, dans la concavité duquel il est logé (fig. 148). Comme les formes lobées et creusées de noyau peuvent être attribuées, comme on le verra plus tard (livre IX), à la division du noyau, à un mode particulier de segmentation nucléaire, appelé division directe, il devient difficile de regarder ces cellules où le centre cellulaire se retrouve avec sa presque entière complexité comme des éléments au repos.

Dans d'autres éléments, comme dans les cellules testiculaires par exemple, le centrosome entouré de la sphère constitue le centre cellulaire, duquel l'irradiation astrale a disparu.



Fig. 149. — *Vue de face des cellules épithéliales de la glande thyroïde de l'Homme, avec les corpuscules centraux.*

c, centrosome nu, bicorpusculaire. — *k*, cadres qui limitent les cellules (*Kittleisten*). D'après une préparation de Heidenhain. × 1000.

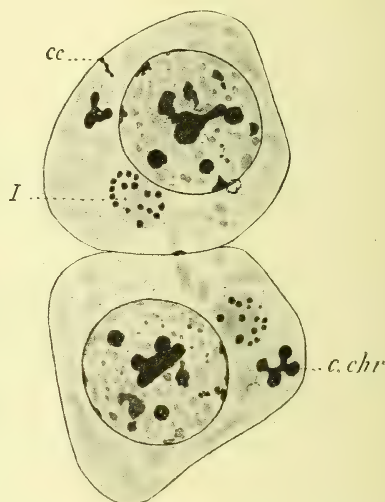


Fig. 150. — *Deux cellules séminales (spermies) du Cobaye, avec Nebenkern (idiozome).*

cc, centrosome bicorpusculaire. — *i*, idiozome ou Nebenkern. — *c. chr*, corps chromatoïde. ×1000. D'après Meves.

Ailleurs encore, comme dans beaucoup de cellules épithéliales, le centrosome est nu, et l'on ne peut déceler autour de lui la moindre aréole de cytoplasme différencié, capable de représenter une sphère (fig. 149).

Enfin, dans beaucoup de cellules au repos, il faut bien avouer que la recherche du centrosome a été jusqu'ici infructueuse. Cependant l'existence d'un centre cellulaire, tout au moins figuré par un simple corpuscule central, doit être considérée comme très générale.

Sous le second point de vue, chacune des parties dont le centre cellulaire se compose peut présenter des modifications plus ou moins profondes, assez grandes parfois pour que cette partie devienne au premier abord méconnaissable et qu'elle ne puisse être d'emblée attribuée au centre cellulaire.

Pour ce qui est du centrosome, voici quelques exemples de déviation

du type morphologique établi ci-dessus. Boveri aperçut, dans les cellules en division, à l'intérieur de son centrosome, un corpuscule plus petit, qu'il appela « centriole » et qu'il identifia au corpuscule central, distinguant ainsi le corpuscule central et le centrosome jusqu'alors regardés comme identiques (fig. 147). M. Heidenhain vit, sur des cellules géantes de la moelle des os, que le corpuscule central n'est pas toujours simple ou double, mais qu'il peut être multiple, et il créa le terme de « microcentre » pour désigner d'une façon générale soit un corpuscule central unique, soit tout un groupe de corpuscules lui équivalant. K.-W. Zimmermann, en étudiant des cellules pigmentaires, arriva à ce résultat, que le centrosome n'a pas toujours la forme arrondie qu'on avait d'abord observée, mais qu'il peut affecter des formes très variées et très irrégulières, telles que celle d'un réseau. Ces trois exemples qui viennent d'être donnés forment une série dans laquelle le corps observé et considéré comme centrosome s'écarte de plus en plus du type premier, et dans laquelle aussi, à mesure qu'on s'éloigne du point de départ, sa signification comme centrosome devient plus problématique.

Pour la sphère et pour l'aster, plus encore que pour le centrosome, la diversité de leur forme et de leur structure apparut aussi de plus en plus grande, à mesure que les recherches se multipliaient. Si l'on réunit la sphère et l'aster en une astrosphère (brièvement sphère) (ce qui correspond mieux peut-être à la réalité que de les distinguer l'une de l'autre, comme nous avions dû le faire dans l'analyse microscopique du centre cellulaire), on peut dire que la sphère s'est montrée tantôt simplifiée, tantôt déformée par rapport au schéma primitif. Celui-ci nous offrait la sphère ou astrosphère sous l'aspect d'un corps sphérique englobant le centrosome (la sphère proprement dite) et s'entourant lui-même d'une puissante irradiation de fibres (aster) qui s'étendent dans la cellule entière et rayonnent au loin comme un soleil. Après van Beneden, des figures très complètes de cette formation astrale ont été données par M. Heidenhain, Rawitz, Drüner, etc.

La sphère se simplifie par la disparition de cette couronne astrale et par la perte de toute différenciation en zones concentriques distinctes. Elle se réduit alors, comme on l'a vu plus haut, à une masse sphérique, formée d'une substance plus colorable que le cytoplasme ordinaire, qui renferme en son milieu un ou deux corpuscules centraux. C'est sous cette forme très simplifiée que la sphère se présente habituellement dans les cellules au repos. La sphère, réduite à un amas de substance spéciale entourant le corpuscule central, a reçu de Boveri et de Benda les noms d' « archoplasme » et d' « archiplasme ».

Une place à part semble devoir être faite aux cellules séminales et ovulaires, spermatocytes et ovocytes, dont voici, à ce point de vue, l'histoire sommaire. Elle peut être divisée en trois périodes principales. Dans une première, on se borne à constater dans les cellules séminales et ovulaires l'existence de corps très particuliers et caractéristiques que nous connaissons déjà : « le noyau » ou « corps accessoire » (*Nebenkern*, *Nebenkörper*) pour les cellules séminales (fig. 150), le « noyau » ou « corps vitellin » (*Dotterkern*) pour les ovocytes (fig. 151), formations d'ailleurs homogènes et correspondantes. Dans un deuxième stade de nos connaissances, on ne se contenta plus d'admettre la spécificité et la singularité de ces corps, et on s'efforça

d'en trouver la signification, en les rattachant à d'autres que l'on connaissait pour très généralement répandus dans les cellules. La constatation significative du corpuscule central à l'intérieur du Nebenkern des cellules séminales et même du noyau vitellin des ovocytes (constatation due à HERMANN, NIESSING, MEVES, VAN DER STRICHT, etc.) permit alors de rattacher ces corps à la sphère attractive des autres cellules. De nouvelles recherches de MEVES marquent une troisième période, avec laquelle il semble que nous revenions au point de départ, tandis qu'au contraire un pas décisif est fait dans une autre direction. N'ayant pu constater que la prétendue sphère des spermatocytes au repos devient la véritable sphère puissamment et typiquement développée, de ces mêmes cellules en voie de division, MEVES conclut que la substance de cette dernière est néoformée et que la substance de la première est de nature spéciale ; c'est pour cette raison qu'il donne à la prétendue sphère des spermatocytes au repos un nom particulier ; il l'appelle « idiozome », ce qui signifie zone propre. On verra plus loin ce que pourrait être l'interprétation de ces derniers résultats et comment s'esquisserait d'avance une quatrième période de nos connaissances sur ce sujet.

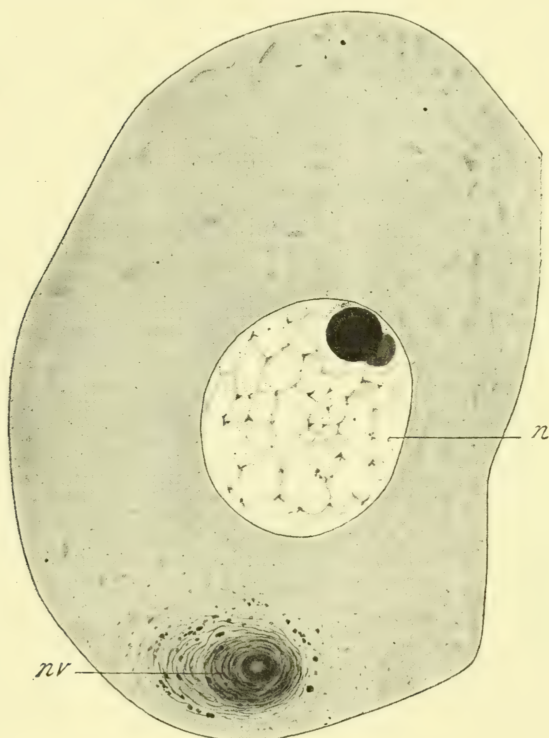


FIG. 151. — *Ovocyte d'une Araignée* (Tegenaria domestica L.), *avec noyau vitellin ou Dotterkern.*

n, noyau. — *nv*, noyau vitellin. ×500.

ARTICLE 3. — INTERPRÉTATION DES FAITS. SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DU CENTRE CELLULAIRE

Tels sont les faits principaux relatifs à la question du centre cellulaire. L'interprétation théorique de ces faits peut être donnée à un double point de vue morphologique et physiologique.

Le problème de la signification morphologique du centre cellulaire a pour nœud cette question : le centre cellulaire est-il, ou non, constant,

permanent et vraiment spécifique? Autrement dit, pourvu de ces qualités, peut-il être considéré comme un organe cellulaire?

La question peut être examinée séparément pour le centrosome et pour la sphère.

A. **Centrosome.** — Le nombre des cellules dans lesquelles le centrosome n'a pu être trouvé allant en diminuant de jour en jour, il devient donc de plus en plus admissible que le centrosome est un organe cellulaire constant. Il ne faut cependant pas oublier à cet égard que la présence du centrosome chez les végétaux est très controversée, et que, bien plus, la plupart des observateurs en nient l'existence dans toutes les cellules végétales.

Que le centrosome soit de même un organe permanent, cela est rendu probable par certaines observations; mais les constatations ne sont pas encore assez nombreuses ni assez sûres pour permettre de l'affirmer. La présence d'un centrosome dans des cellules nerveuses (Lenhossèk, Buehler et d'autres), c'est-à-dire dans des éléments qui sont au repos absolu et ne se divisent plus, dispose tout à fait en faveur de l'idée de la permanence du centrosome pendant toute la vie cellulaire. Mais, d'autre part, sauf dans quelques cas particulièrement favorables, il s'en faut que dans une préparation réussie toutes les cellules se montrent pourvues d'un centrosome, et à côté de quelques éléments qui le présentent, il en est un plus grand nombre où on le cherche en vain : résultat négatif qui n'est pas favorable à l'idée de la permanence du corpuscule central. Si la permanence du centrosome dans la cellule n'a pu être dûment constatée dans de nombreuses circonstances, sa persistance au cours des générations cellulaires successives est encore problématique. Certes, dans les cas où des divisions cellulaires se succèdent très rapidement, comme dans celui des œufs en voie de segmentation, on ne peut nier que le centrosome provient toujours par division d'un centrosome préexistant, et que les centrosomes des deux cellules-filles sont les descendants directs de la cellule-mère. Mais en est-il de même pour la majorité des cas, où les divisions cellulaires sont séparées par de longs intervalles de repos, pendant lesquels on n'a pu s'assurer à chaque instant de la persistance du centrosome préexistant? La preuve donc n'a pas été fournie de l'origine du centrosome aux dépens de lui-même, de la permanence de sa substance. Aussi certains auteurs ont-ils dû lui trouver une autre origine et l'ont-ils fait provenir, soit du cytoplasme, où il se formerait de toutes pièces à un certain moment de la vie cellulaire (Prenant, Eismond, etc.), soit du noyau, dont il émigrerait temporairement pour paraître dans le corps protoplasmique (Hertwig, Brauer et d'autres).

Dire enfin que le centrosome est un organe *sui generis*, parce qu'il est formé d'une substance spécifique, c'est peut-être pour le moment aller un peu loin. Car si certaines réactions de coloration du centrosome sont jusqu'à un certain point caractéristiques, le centrosome d'autre part se comporte, dans certains procédés de teinture par exemple, comme la chromatine nucléaire elle-même.

Comme conclusion donc, le centrosome, faute d'être toujours constant dans les cellules, d'y être permanent, d'être formé d'une substance tout à fait spécifique, ne saurait être considéré, dans l'état actuel de la science, comme un organe cellulaire indispensable.

B. **Sphère.** — Que faut-il penser à présent de la sphère? Donne-t-elle au centre cellulaire le caractère d'organe cellulaire indispensable que nous avons en vain demandé au centrosome? La sphère possède-t-elle les trois qualités de constance, de permanence, de spécificité substantielle que nous exigeons d'un organe cellulaire?

Nous savons déjà que la sphère n'est pas constante, sous une forme ou sous l'autre, que souvent on chercherait vainement autour du centrosome une aire de substance différenciée quelconque, que le centrosome est fréquemment nu dans le cytoplasme.

Quant à la permanence de la sphère, les observations faites sur des cellules à division très rapide avaient disposé à croire que la sphère, tout comme le centrosome, ne provient que d'elle-même, que la sphère, par conséquent, est une formation permanente. Nous savons que dans les cellules dont les divisions sont séparées par des intervalles de repos suffisamment longs, la sphère cesse, en passant à l'état quiescent, d'être complète, cesse d'être une astrosphère, et se réduit d'habitude à la zone qui entoure immédiatement le centrosome et qui est la sphère proprement dite. Les observations de MEVES sont décidément défavorables à l'idée de la permanence de la sphère. En suivant à tous les moments de l'année l'évolution des cellules-souches (spermatogonies) dans le testicule de la Salamandre, cet auteur a vu d'abord qu'à un certain moment la sphère se fragmente et se disloque, ses parties constitutives se dispersant de tous côtés (phase de dislocation), tandis qu'à une autre époque elle se reconstitue par rapprochement de toutes ces parties éparses (phase de consolidation). Les anciens auteurs qui avaient vu ces corps disséminés dans le cytoplasme, ne sachant pas qu'ils étaient des fragments de la sphère, les avaient ajoutés à la liste des *Nebenkern*. MEVES montre, au contraire, que ces corps, en apparence si différents de la sphère typique, ne sont que cette sphère profondément déformée, à tel point que, sans avoir suivi pas à pas les stades de la déformation, elle eût été complètement méconnaissable. Le résultat de ces premières recherches de MEVES était, en somme, favorable à la thèse de la permanence de la sphère. De nouvelles études ont montré à l'auteur que ce corps, qui se disloque et se consolide dans le cours de l'existence d'une cellule entre la division qui lui a donné naissance et celle de laquelle sortent deux cellules-filles nouvelles, n'est pas la sphère de cette cellule, mais une formation particulière à laquelle nous savons qu'il a donné le nom d'idiozome. La véritable sphère avec son irradiation est, à chaque division, une formation nouvelle ; la véritable sphère n'est pas permanente.

Quant à la spécificité de la substance de la sphère, elle est discutable. L'archoplasme (BOVERI), dont la sphère proprement dite est constituée, le kinoplasme (STRASBURGER), qui forme les rayons de l'aster, sont pour certains auteurs des substances spécifiques, distinctes du protoplasme ordinaire et représentant l'un et l'autre, si l'on veut, une sorte de protoplasme supérieur. Mais plusieurs cytologistes ne sont pas de cet avis (CARNOY et LEBRUN, WILSON, RHUMBLER, EISMOND) ; ils refusent à l'archoplasme et au kinoplasma toute spécificité substantielle et les attribuent simplement à des arrangements particuliers du cytoplasme ordinaire.

La conclusion est donc pour la sphère la même que pour le centrosome;

il est difficile de voir dans l'un comme dans l'autre un véritable organe cellulaire. La sphère n'est qu'une modalité du cytoplasme en rapport avec la division cellulaire ; elle est l'expression des mouvements qui caractérisent ce phénomène ; elle est, selon le mot d'Eismond, une formation « endocinétique ».

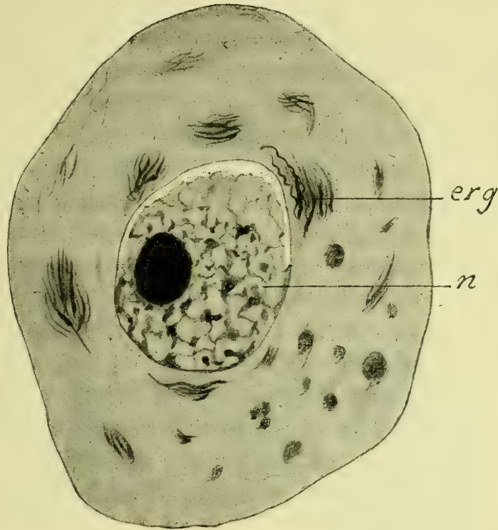


Fig. 152. — *Ovocyte d'*Asterina gibbosa Forb., *pendant la phase d'accroissement, avec filaments d'ergastoplasme.*

n, noyau. — *erg*, ergastoplasme. × 500.

C. **Formations remplaçant dans la cellule au repos le centre cellulaire.** — Si le centrosome et la sphère ne sont pas nécessairement permanents dans la cellule, s'ils ne font pas obligatoirement partie de la constitution d'une cellule en division, y a-t-il dans la cellule au repos quelque formation équivalant à un centre cellulaire, une disposition rappelant le centrage de la cellule en division ?



Fig. 153. — *Spermatocyte de* Scolopendra cingulata *pendant la phase d'accroissement, avec formations ergastoplasmiques.*

n, noyau. — *erg*, ergastoplasme. × 500.

Nous savons que le centrosome et la sphère de la cellule en division peuvent persister dans la cellule au repos, mais qu'il n'est nullement prouvé qu'ils y persistent indéfiniment et que lors d'une prochaine division c'est au même centre cellulaire qu'on aura affaire. Voici ce qu'on trouvera dans le cytoplasme d'une cellule quiescente. On pourra y voir le centrosome compris ou non dans une masse de substance qui est distincte du cytoplasme ambiant et qui constitue un *Nebenkern*, un noyau vitellin, un idiozome, bref un corps spécial situé dans le cytoplasme à côté du noyau proprement dit, et nommé souvent « corps paranucléaire ». Ce corps, les uns le feront dériver de la sphère de la cellule précédemment en division ou de toute autre formation empruntée à cette figure de division (Platner, Bolles Lee, Meves, etc.), dont il serait un résidu. Les autres le font naître de

toutes pièces dans le cytoplasme de la cellule au repos. D'autres enfin le rattachent, avec plus de raison, ce semble, aux formations spéciales qui se différencient dans la cellule au repos et qui sous les noms divers de formations ergastoplasmiques, de chondromites, de pseudo-chromosomes, constituent, comme nous le savons (voir p. 61), les formes variées prises par le protoplasma supérieur. On a vu en effet plus haut (p. 62) que le cytoplasme est capable d'une différenciation élective, en rapport avec le fonctionnement cellulaire, et nous avons appelé précisément protoplasma supérieur cette variété de protoplasme fonctionnel.

On ne sera pas surpris de voir se différencier ce protoplasma fonctionnel dans une période que l'on a l'habitude de désigner du terme impropre de

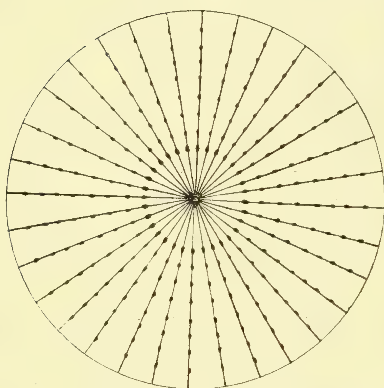


Fig. 154. — *Schéma du centrage d'une cellule au repos.*

Du centre (centrosome) partent de nombreux filaments rayonnants, épaissis en microsomes à des intervalles réguliers, qui sont les fibrilles de la charpente cellulaire ; ils vont s'attacher à la circonférence, qui représente la membrane cellulaire. D'après Heidenhain.

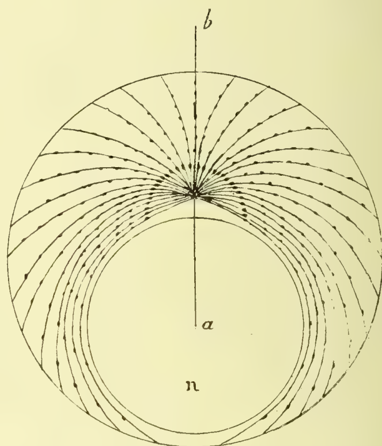


Fig. 155. — *Le même schéma dans lequel on a introduit le noyau.*

Le noyau *n*, écartant les fibrilles de la charpente, a refoulé excentriquement le centrosome. — *ab*, axe cellulaire passant par le centre du noyau et par le centrosome. D'après Heidenhain.

repos cellulaire. Cette phase de repos en effet, qui est comprise entre la division de laquelle naît la cellule et celle à laquelle elle prend fin en engendrant deux cellules nouvelles, n'est autre que la vie tout entière de la cellule, et cette vie est loin d'être un repos. Dans le cours de cette existence cellulaire, il y a même toujours un moment où la cellule élabore une plus grande quantité de matériaux, où son activité formatrice est portée à son maximum ; c'est aussi le moment où devient surtout apparent le protoplasma fonctionnel qualifié de supérieur. C'est à ce protoplasma différencié que le corps paranucléaire peut être rattaché, qu'il en soit un résidu dégénéré ou qu'il en soit au contraire le matériel formateur. C'est cet ensemble, le centrosome (quand il persiste dans la cellule au repos), l'ergastoplasme avec ses diverses modalités ou le Nebenkern et ses formes variées, qui représente dans la cellule au repos l'équivalent physiologique du centre cellulaire des cellules en division (fig. 152 et 153). Si l'on voulait, avec plusieurs auteurs, reconnaître à la substance de la sphère et de l'aster une qualité spéciale,

appelant l'une archoplasme, l'autre kinoplasme, et si l'on reconnaissait à l'une et à l'autre la valeur d'un protoplasma fonctionnel, d'un protoplasma supérieur, on mettrait en regard la forme archoplasmique et kinoplasmique de ce protoplasma, propre aux cellules en division, et la forme ergastoplasmique, caractéristique des cellules en dehors de l'état de division et en plein travail d'élaboration. A l'inverse de la disposition centrée, qui caractérise la phase de division, il n'y a pas nécessairement dans la cellule au repos de centrage cellulaire. Les filaments ergastoplasmiques sont distribués, dans le corps cellulaire de l'élément au repos, sans arrangement centrique évident et même sans arrangement du tout. Une disposition dispersée a succédé à l'état centré de la division cellulaire.

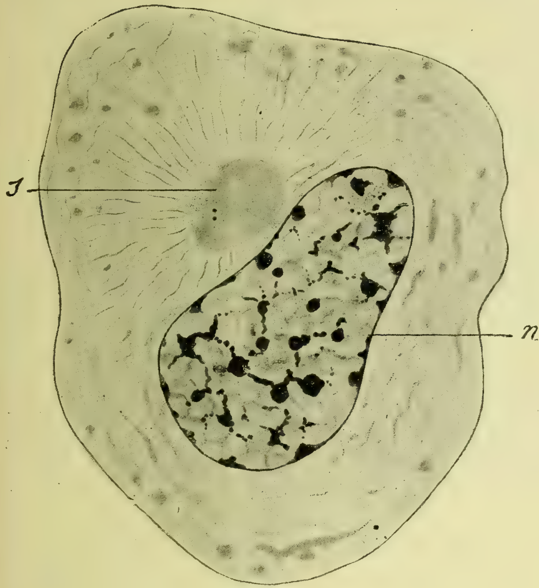


Fig. 156. — *Spermatogonie de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.) *pour la situation respective du noyau et du centre cellulaire.*

n, le noyau. Dans le cytoplasme. en dehors du centre géométrique de la cellule, la sphère *s* entourée d'un aster et logeant un double corpuscule central. × 500.

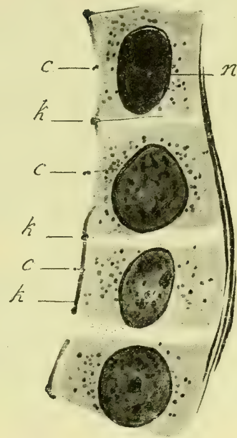


Fig. 157. — *Cellules épithéliales de la glande thyroïde de l'Homme, avec corpuscules centraux.*

n, noyaux des cellules. — *c*. centrosomes bicorpusculaires rejetés à la surface libre de la cellule. — *k*, cadres (*Kittleisten*), qui limitent les cellules, vus tantôt en coupe transversale sous forme de points, tantôt en entier comme des bandes régulières. D'après une préparation de Heidenhain. × 1000.

D. Centre et axe morphologique de la cellule. — Le centrosome forme dans la cellule, qu'elle soit en division ou au repos, le véritable centre morphologique.

Dans la cellule en division il est le centre d'un appareil astral, composé d'une auréole de substance plus compacte, la sphère, et de rayons, les filaments de l'aster, qui, irradiant en tous sens, vont se continuer avec les travées du cytoplasme ordinaire. L'interprétation de cette disposition, la signification physiologique du centrosome, les essais d'explication physique du centre cellulaire sont autant de questions qui seront examinées plus tard (livre IX).

A l'état de repos, le centrosome est aussi le centre morphologique de la cellule. On doit se représenter toutes les parties de la cellule comme centrées autour de lui, d'une façon plus ou moins manifeste selon les cas. Dans certaines cellules ce centrage est très évident, et HEIDENHAIN a construit un schéma plastique de la cellule, pour rendre cette disposition saisissante. A un point fixe représentant le centrosome, il attache des fils élastiques figurant les fibrilles contractiles de la charpente cellulaire, fait rayonner ces fils autour du point fixe, les joint à un cadre simulant la membrane cellulaire, et obtient ainsi un système fibrillaire contractile ayant le centrosome pour point central d'attache (fig. 154).

Le corpuscule central, centre morphologigue de la cellule, n'en est pas toujours, n'en est même qu'assez rarement le centre géométrique (fig. 156). Le noyau, qui est souvent volumineux et qui figurerait dans le système fibrillaire contractile du schéma de HEIDENHAIN une sorte de corps étranger, refoule excentriquement, hors du centre géométrique, le centre morphologique de la cellule, le centrosome (fig. 155). Bien plus, il arrive, dans les cellules épithéliales par exemple (HEIDENHAIN, K.-W. ZIMMERMANN), que le corpuscule central se trouve rejeté tout contre la face libre de la cellule (fig. 157).

Puisque le centrosome est un centre, c'est par lui que devra nécessairement passer l'axe cellulaire morphologique ; comme autre point déterminant cet axe, on prendra le milieu du noyau et l'on mènera par ces deux points une ligne qui sera l'axe cellulaire (HEIDENHAIN, BÜHLER) (fig. 155, *ab*).

CHAPITRE V

Les organes spéciaux de la cellule.

Les parties de la cellule qui ont été examinées jusqu'ici étaient des organes cellulaires préposés aux fonctions générales de la cellule ; ces organes devaient être constants, ne manquer à aucune cellule, être représentés tout au moins sous une forme rudimentaire ou par des équivalents qu'il était facile de retrouver.

Il s'agit maintenant d'*organes spéciaux*, *répondant à des besoins propres aux différentes cellules*. Ils sont donc inconstants, n'existeront que dans certaines catégories cellulaires, et seront de plus de formes très diverses suivant le but à remplir. Malgré cette diversité des formes, on peut cependant distribuer ces organes variés en un assez petit nombre de catégories fondamentales. On doit de plus, quelque spéciaux qu'ils paraissent, ne pas les considérer comme tels, mais s'efforcer, en étudiant leur genèse, de montrer qu'ils ne sont que des parties spécialement adaptées et plus ou moins profondément transformées d'un organe cellulaire fondamental. Cette étude, qui n'est encore que commencée, doit avoir pour résultat, en dépouillant ces organes du caractère singulier qu'ils paraissent avoir, de rapprocher davantage les uns des autres les animaux et les végétaux qui les présentent, et de donner ainsi à la série animale ou végétale une unité plus parfaite, en la complétant histologiquement.

A vrai dire, il faudrait dans cet article sur les organes variés de la cellule passer en revue toutes les différenciations possibles que la cellule offre dans les divers tissus animaux et végétaux. Cette étude sera faite dans les chapitres de cet ouvrage consacrés à l'histologie spéciale. Il ne sera question ici que de ceux de ces organes qui ne trouveraient pas place dans des chapitres distincts.

Article premier. — SQUELETTES INTERNE ET EXTERNE.

Certaines cellules possèdent un *squelette intérieur*, dû à l'épaississement et au durcissement de travées de la substance cytoplasmique, qui en même temps se différencient chimiquement ou s'incrustent de matières minérales et deviennent ainsi plus résistantes (fig. 158).

Plus fréquemment encore, il se forme un *squelette externe*, une coque rigide, par suite d'une modification de la membrane cellulaire ou de la couche protoplasmique superficielle, qui éprouvent une modification chimique plus ou moins profonde ou s'incrustent de matières minérales.

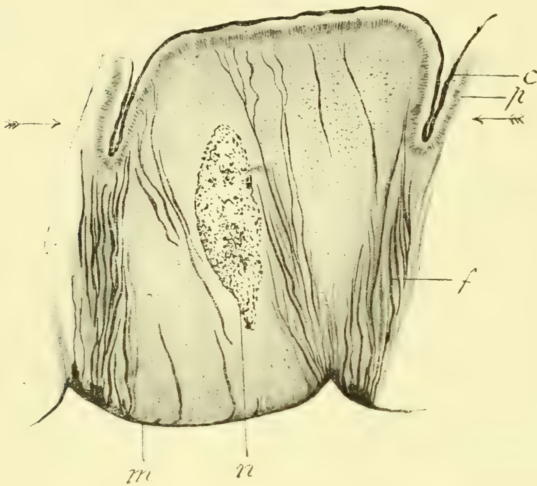


FIG. 158. — *Cellule de l'intestin moyen d'un Cloporte* (Oniscus sp ?) *avec fibres de soutien formant un squelette intérieur.*

c, cuticule. — p, plateau strié. — m, membrane basale. — n, noyau.— f, fibres de soutien attachées d'une part à la membrane basale, d'autre part au plateau strié. ×500.

C'est chez les Protozoaires que ces organes squelettiques sont le plus répandus. Le squelette interne est puissamment développé chez les Radiolaires (fig. 159). Dans la plupart des espèces de ce groupe, le corps renferme une membrane capsulaire, de forme typiquement sphérique, de nature chitineuse, qui divise le corps en deux parties : l'une centrale, dite « capsule centrale » ou « noyau central », l'autre externe ou « masse extra-capsulaire », contenant une gelée, le « calymna » ; des trous creusés dans la membrane capsulaire mettent en communication le protoplasme central et la gelée extra-capsulaire. Une charpente squelet-

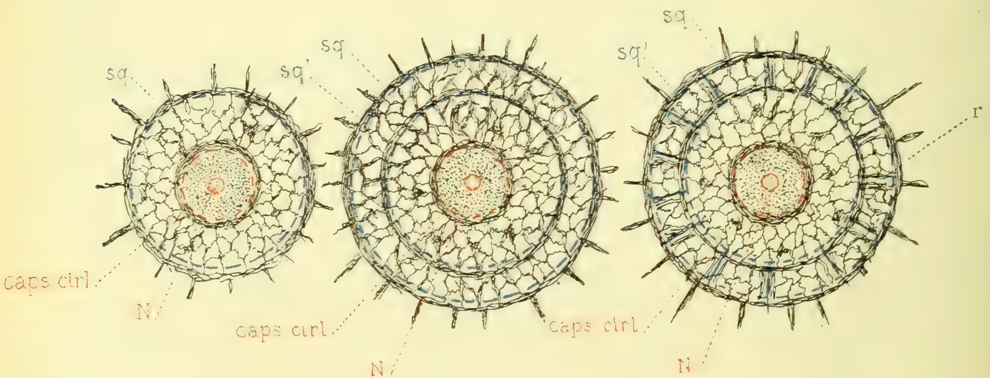


FIG. 159. — *Squelette des Radiolaires. Schéma de sa formation.* D'après DELAGE et HÉROUARD.
N. noyau. — *caps. ctrl*, membrane capsulaire centrale — *sq*, première enveloppe squelettique, première coque sphérique grillagée. — *sq'*, deuxième enveloppe squelettique. — *r*, rayons squelettiques unissant les deux enveloppes. — En gris, le réseau protoplasmique et les pseudopodes.

tique, de forme le plus souvent très compliquée, soutient la masse du corps. Chez les Acanthaires, des tigelles formées d'une substance spéciale, l'« acanthine », rayonnent de la capsule centrale vers la périphérie (fig. 160). Chez beaucoup de Radiolaires, le squelette interne consiste typiquement en une

ou plusieurs sphères grillagées, de nature siliceuse, qui se forment successivement et que réunissent des tiges radiaires.

Les squelettes externes se rencontrent chez des Ciliés (*Coleps*), chez des Grégarines et des Flagellates, dont la cuticule enveloppante peut acquérir la consistance d'une coquille. Chez les Rhizopodes testacés, la capsule qui entoure l'animal devient fréquemment une véritable coquille (*Arcella*), et même en s'incrustant de corps étrangers une vraie carapace (*Difflugia*). Les coquilles des Rhizopodes proprement dits et celles des Foraminifères offrent les mêmes variations : tantôt simplement chitineuses (*Gromia*), tantôt au contraire encroûtées de calcaire et par conséquent très rigides (Foraminifères). Ces coquilles, qui forment, selon les genres, une ou plusieurs chambres (*Monothalamia* et *Polythalamia*), où se loge l'animal, sont percées soit d'une ou deux grosses ouvertures, par lesquelles sort le protoplasma et sont émis les pseudopodes (*Imperforata*, tels que *Milliola*, *Gromia*), soit d'un grand nombre de pores très fins donnant issue aux pseudopodes (*Perforata*, tels que *Globigerine*, *Rotalia*). La cuirasse des Dinoflagellés est formée de cellules et se compose de plaques bien distinctes, régulièrement arrangées et en nombre défini (fig. 161).

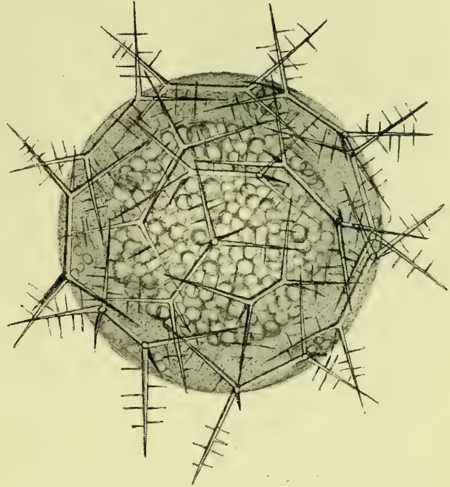


Fig. 160. — *Squelette d'un Acanthaire.* Sphærozoum punctatum Müller. × 100.

Dreyer a soumis à l'analyse physique la formation des squelettes intérieurs des Radiolaires et des coquilles des Foraminifères ; il a établi que ces squelettes s'édifient selon les principes qui régissent l'ordonnancement des cloisons d'une écume, c'est-à-dire selon les lois de la tension superficielle des liquides. Rhumbler a vérifié expérimentalement cette donnée et a été assez heureux pour pouvoir reproduire artificiellement des squelettes externes, tels que les carapaces de Difflugies.

Des formations squelettiques ne se rencontrent pas seulement chez les Protozoaires, mais aussi dans certaines cellules de Métazoaires. Ainsi les cellules épithéliales de l'intestin moyen des Isopodes présentent un système de fibres spéciales, puissantes, qui parcourent verticalement la cellule et que l'on a généralement considérées comme des fibres de soutien dues à la condensation et au durcissement de travées cytoplasmiques (Ide). On pourrait ajouter bien d'autres exemples de filaments du cytoplasme différenciés en fibres de soutien, plus ou moins indépendantes du reste de la trame et plus ou moins individualisées en organes cellulaires ; en sériant convenablement ces exemples, on pourrait établir une série ininterrompue depuis les fibres-organes de la cellule jusqu'aux travées ordinaires du cytoplasme. La dénomination de *tonofibrilles* (c'est-à-dire fibres de soutien), proposée par Heiden-

HAIN, convient pour désigner toutes les fibres de la cellule qui sont différenciées en vue d'un rôle de soutien.

Ne faut-il pas allonger davantage encore la série de ces organes cellulaires de soutien, de ces squelettes externes notamment, en y ajoutant ceux dont la cellule végétale s'entoure si fréquemment, c'est-à-dire les membranes épaissies, durcies et profondément modifiées chimiquement, qui entourent les spores, les grains de pollen et nombre de cellules des tissus végétatifs de la plante? Il en a été question au chapitre deuxième, auquel on pourra se reporter.

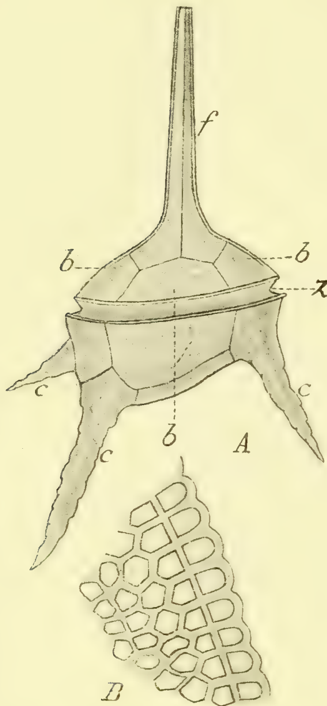


Fig. 161. — *Squelette de* Ceratium macroceros Schranck, Perty (Ceratium hirundinella Bergh).

A, vu par la face dorsale de l'animal. Il comprend 14 pièces en tout : la ceinture *z*, les pièces basales *b*, la pièce frontale *f*, les cornes *c*. — B, portion d'une pièce basale très grossie, montrant la constitution de la cuirasse cellulosique. D'après Pénard.

Article 2. — FLAGELLUMS, CILS ET LEURS DÉRIVÉS.

Un grand nombre de cellules, êtres unicellulaires ou cellules de tissus, offrent des prolongements de la substance du corps, qui servent à la cellule d'organes de mouvement. Tantôt chaque cellule ne porte qu'un ou quelques prolongements très longs, appelés *fouets* ou *flagellums*. D'autres fois, elle est hérissée de petits prolongements très courts, très nombreux, doués d'un mouvement spécial, les *cils vibratiles*. Enfin, on peut considérer comme dérivés soit des fouets, soit des cils vibratiles, une série de formations variées qui sont caractéristiques d'espèces cellulaires bien distinctes.

A. **Flagellums.** — Les flagellums se rencontrent chez les Bactéries, chez les Infusoires Flagellates et les zoospores de nombreuses plantes, dans certaines cellules de tissu des Métazoaires ; on peut leur rattacher les cils des anthérozoïdes et la queue des spermatozoïdes animaux.

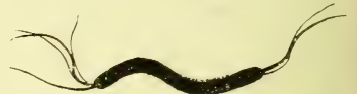


Fig. 162. — Bacillus subtilis *avec ses cils*. Méthode de Löffler. × 1000.

Par certaines méthodes de préparation, on met en évidence, sur un grand nombre d'espèces de Bactéries (ou d'espèces considérées comme telles) douées de mouvement, des expansions flagellaires, qui sont appelées ordinairement *cils*, d'une façon d'ailleurs impropre (fig. 162). Le nombre, la situation des cils varient selon les espèces, dans des limites assez fixes pour que les bactériologistes (Fischer, Migula) aient pu fonder sur ces caractères une clas-

sification des Bactéries. On avait d'abord mis en doute la nature flagellaire de ces formations, que plusieurs observateurs avaient considérées comme des artéfacts dus à l'étirement du corps de la Bactérie. Le fait que les colorants du corps des Bactéries ne suffisent pas à mettre leurs cils en évidence ne dispose guère à croire que ces cils ne sont formés que de la substance artificiellement étirée de la Bactérie. En tout cas, il faut faire aux cils des Bactéries une place tout à fait à part dans le groupe des organes flagellaires.

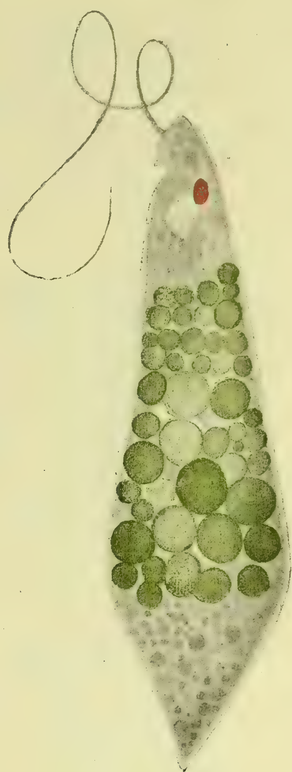


Fig. 163. – Euglena viridis Ehrcn. *Infusoire Flagellé.* × 370.

Des *fouets* véritables et authentiques se rencontrent d'ailleurs dans un grand nombre d'êtres unicellulaires, tant animaux que végétaux. Tels sont les Infusoires Flagellés ou Flagellates, un grand nombre de végétaux unicellulaires (Algues et Champignons) soit sous leur forme végétative ordinaire, soit à l'état de zoospores, soit enfin à l'état de gamètes.

Euglena viridis (fig. 163) est un « Flagellate ». Cette Monade, commune dans les eaux stagnantes, qui se distingue par son corps allongé vert, riche en chlorophylle, et par une tache pigmentaire rouge située en avant du corps, nage au moyen d'un unique fouet inséré en avant, près de la tache pigmentaire. Les Choanoflagellates se distinguent des précédents parce que le flagellum est entouré à sa base d'une collerette infundibuliforme. Chez les Dinoflagellates (*Ceratium*, *Peridinium*) il existe deux fouets, ayant une allure différente l'un de l'autre. Les Noctiluques, ces animaux photogènes qui produisent le phénomène de phosphorescence de la mer, sont aussi des Flagellates ; leur unique flagellum mérite du reste une place à part, en raison de la complication de sa structure.

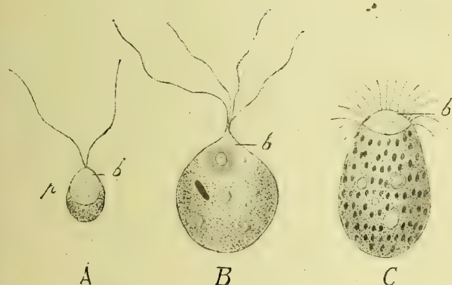


Fig. 164. — *Zoospores de diverses Algues, avec leurs cils (fouets) moteurs.*

A, Monostome. — B, Ulothrix. — C, Œdogone. — p, point rouge pigmentaire. — b, bec, partie antérieure blanche, sans chlorophylle.

Un grand nombre de végétaux inférieurs (Protococcées, Chytridiacées, Saprolégniées, Péronosporées, Algues supérieures), produisent des corps reproducteurs ou spores auxquelles on a donné le nom de « zoospores ». A comparer en effet ces spores aux Infusoires Flagellates, on trouve entre les deux de grands traits de ressemblance ; comme eux, les

zoospores, outre qu'elles offrent fréquemment une tache pigmentaire, se meuvent à l'aide d'un ou de plusieurs fouets différemment situés selon les espèces (fig. 164).

Dans les Thallophytes inférieurs, les « gamètes », c'est-à-dire les cellules qui devront se conjuguer pour reproduire un nouvel être, offrent souvent une complète similitude avec les zoospores (fig. 165).

Dans le cas où les gamètes prennent des caractères sexuels extérieurs qui permettent de les distinguer en mâles et femelles, la présence de fouets ou cils, jointe à la petitesse de la taille, caractérise nettement les « gamètes » mâles, ou « microgamètes ». Les fouets ou cils deviennent alors beaucoup plus importants, plus longs, et font souvent ressembler ces gamètes aux spermatozoïdes animaux, d'où les noms d' « anthérozoïdes », ou même de spermatozoïdes, sous lesquels on les désigne. Ainsi les anthérozoïdes des Characées ont une forme spiralée et offrent deux longs cils ou fouets à leur extrémité antérieure, au moyen desquels ils nagent en tournant autour de leur axe ; ceux des Fougères portent à leur extrémité amincie et enroulée en tire-bouchon une touffe de cils (fig. 166).

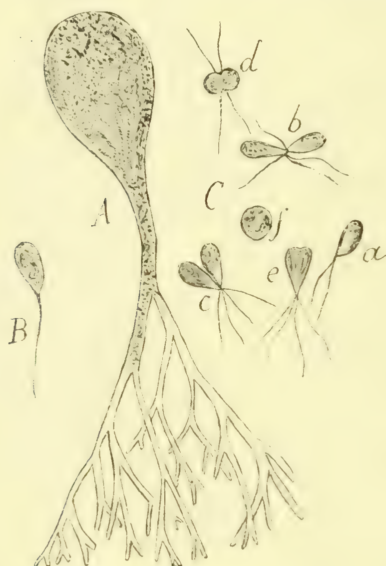
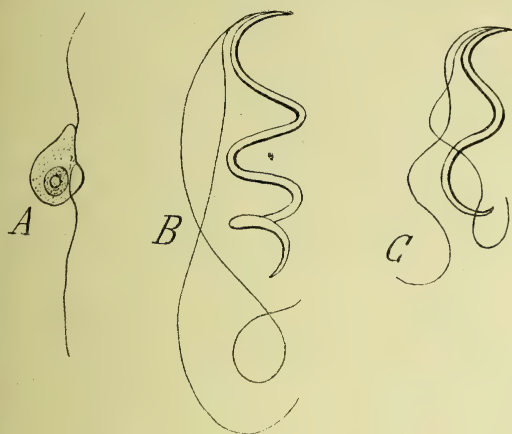


Fig. 165. — Botrydium granulatum, *gamètes et conjugaison des gamètes.*

A, une petite plante de taille moyenne, grossie 28 fois. — B, une zoospore. × 540. — C, gamètes ; *a*, une gamète isolée ; *b*, deux gamètes venant au contact ; *c*, *d*, *e*, fusionnement ou conjugaison des gamètes ; *f*, zygospore résultant de leur conjugaison. × 540. D'après Strasburger, emprunté à Hertwig.

Les gamètes mâles de certains animaux ressemblent beaucoup à ceux des végétaux. C'est ainsi qu'on a découvert récemment (Léger, Wasielewski) que les microgamètes des Coccidies se prolongent en deux cils ou fouets, l'un antérieur, l'autre postérieur (fig. 167). Mais chez les animaux supérieurs, lorsque le gamète mâle ou spermatozoïde offre un organe flagellaire de mouvement, celui-ci, qui forme la queue du « spermatozoïde », est beaucoup plus développé que dans les cas précédents, et offre une structure très compliquée. La plupart des spermatozoïdes rappellent par leur tête et leur queue un Infusoire flagellé, dont le fouet, représenté par la queue, serait dirigé en arrière (fig. 168). De là ces noms de « spermatozoaires », spermatozoïdes, « zoospermes », presque aussi fabuleusement zoologiques que ceux d'animalcules spermatiques, de vers spermatiques que leur donnèrent, sous l'impression de leur étrange découverte, Ham et Leeuwenhoeck et leurs successeurs. La queue, organe de mouvement du spermatozoïde, très variable d'aspect suivant les espèces animales, a la constitution fondamentale suivante, que Jensen et Ballowitz ont mise en évidence. Elle se compose habituellement d'une enveloppe et d'un filament axile, auquel peuvent s'ad-

joindre un ou deux autres filaments ; chacun de ceux-ci, et particulière-



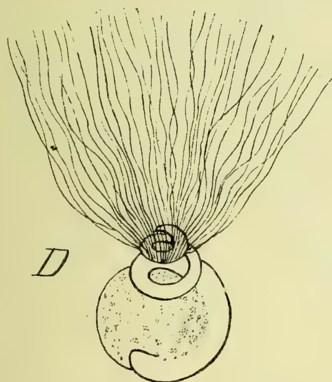


FIG. 166. — *Anthérozoïdes (gamètes mâles) de diverses plantes.* D'après GUIGNARD.

A, *Fucus serratus* (Algue), avec des fouets dirigés l'un en avant et servant de rame, l'autre en arrière et fonctionnant comme un gouvernail. A côté du noyau se voit un corps réfringent, qui est le point rouge, oculiforme, de l'anthérozoïde. × 950. — B, *Pellia epiphylla* (Hépatique). × 1400. — C, *Sphagnum fimbriatum* (Mousse). × 1400. — D, *Angiopteris erecta* (Fougère) ; les cils ou fouets, formant une sorte de gerbe, sont insérés sur le demi-tour de spire antérieur seulement. × 1400.

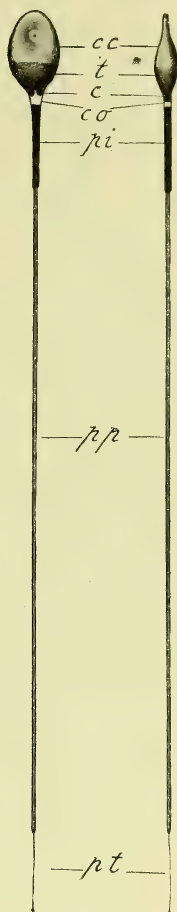


FIG. 168. — *Spermatozoïdes de l'Homme.*

t, tête. — *cc*, coiffe céphalique. — *c*, corpuscules centraux. — *co*, collet. — *pi*, *pp*, *pt*, pièces intermédiaire, principale et terminale de la queue. D'après RETZIUS.



FIG. 167. — *Microgamètes en mouvement d'une Coccidie* (Echinospora). D'après LÉGER.

ment le filament axile, se décompose à son tour en un faisceau de fines fibrilles (fig. 169). Par cette complication de structure, la queue du spermatozoïde s'éloigne d'un flagellum ordinaire ; car dans les fouets des Flagellates, des zoospores et autres, on n'a pas jusqu'ici montré de constitution fibrillaire. De plus, comme on le verra plus tard (p. 173), la queue

du spermatozoïde s'insère sur un corpuscule colorable, comparable à un corpuscule central, dont jusqu'ici la base des flagellums s'est montrée dépourvue. Pour ces raisons, la place des spermatozoïdes animaux parmi les cellules flagellées, bien que rendue très vraisemblable par la ressemblance extérieure, par le fonctionnement analogue de l'organe de mouvement, n'est cependant qu'une place d'attente.

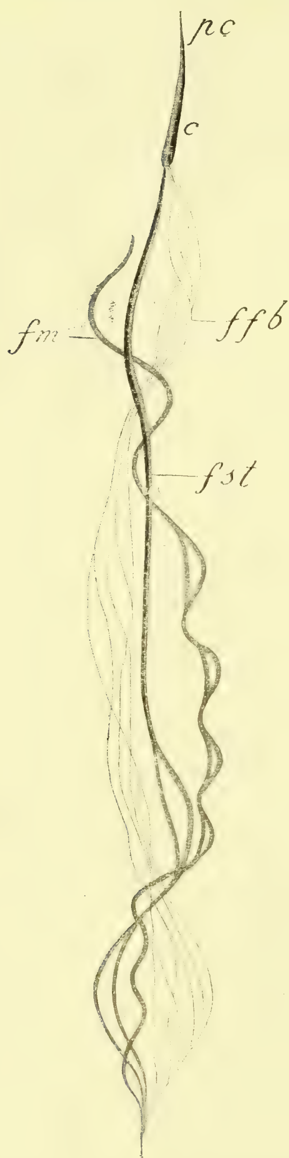


Fig. 169. — *Spermatozoïde d'un Coléoptère. le* Copris lunaris L., pour la structure fibrillaire de la queue.

c, pièce principale de la tête. — *pc*, pointe céphalique. — *fst*, filament de soutien, divisé en deux à son extrémité. — *fm*, filament moyen (axile), aussi dédoublé. — *ffb*, fibrilles qui composent le filament bordant. D'après Ballowitz. × 1500.

Outre les êtres unicellulaires, les zoospores et les gamètes, un certain nombre de cellules de tissu présentent à leur face externe des appendices en forme de flagellum; ce sont des cellules flagellées. Le prototype de ces cellules, qu'on pourrait même considérer comme la forme primitive de tout élément flagellé ou cilié, a été souvent trouvé chez les Vertébrés dans les cellules du rein, les cellules séminales et d'autres encore (1).

Voici en quoi consiste cette cellule flagellée (fig. 170).

Du microcentre, ordinairement formé de deux corpuscules placés l'un au-dessus de l'autre, partent deux filaments : l'un, externe (*Aüssenfaden*), inséré sur le corpuscule extérieur, devient libre à la surface de la cellule, où il forme un cil ou fouet ;

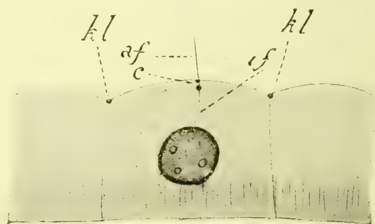


Fig. 170. — *Cellules épithéliales de la « pièce intermédiaire » du rein du Lapin, avec le fouet central.*

af, Aüssenfaden.— if, Innenfaden. — *c*, centrosome bicorpusculaire. — *Kl, Kl, Kittleisten.* × 500 (?). D'après K.-W. Zimmermann, un peu modifié.

l'autre, interne (*Innenfaden*), attaché au corpuscule intérieur, s'enfonce et se perd dans

(1) Moore, K.-W. Zimmermann, Meves, v. Lenhossèk, Henneguy, v. Bardeleben, Suzuki, v. Korff, Gurwitsch, etc.

le cytoplasme. L'ensemble a reçu de ZIMMERMANN le nom de *Centralgeissel* « fouet central », c'est-à-dire inséré sur les corpuscules centraux. Il est du reste assez rare que l'appareil soit complet, et fréquemment il est réduit au filament externe.

A ces cellules flagellées on peut en rattacher d'autres, encore mal connues cytologiquement : les « choanocytes » ou « cellules à collerette » des Éponges, grandes cellules qui tapissent la cavité atriale et les corbeilles vibratiles des Éponges et dont le sommet porte un long flagellum entouré à sa base d'une collerette, comme c'était le cas chez les Choanoflagellates ; les « solénocytes » ou « cellules à cornets » des néphridies chez certains Vers Polychètes, etc.

Enfin, bon nombre d'éléments cellulaires, tels que les cellules « épendymaires » qui tapissent les espaces ventriculaires du névraxe des Vertébrés et celles qui revêtent les cavités de l'oreille interne, portent un long fouet ou poil et sont décrites par les auteurs sous le nom de *Haarzellen*. En réalité, leur fouet n'est cependant qu'un faisceau de cils agglutinés.

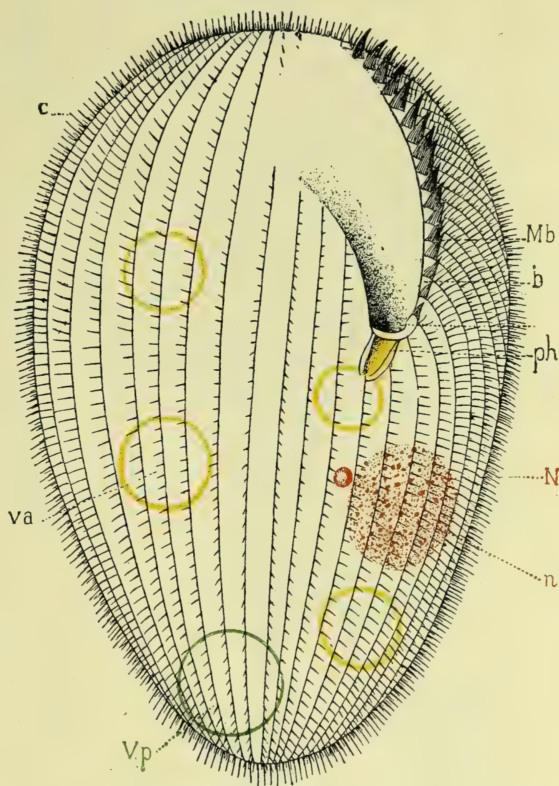


FIG. 171. — *Cilié, type morphologique idéal*, d'après DELAGE et HÉROUARD.

b. bouche. — *ph*, pharynx. — *p*, péristome. — *c*, cils vibratiles. — *Mb*, membranelles formant la zone adorale. — N, macronucléus. — *m*, micronucléus. — *va*, vacuoles alimentaires. — *vp*, vésicule pulsatile.

On s'est demandé quelle était la signification du flagellum, s'il représentait un organe *sui generis* de la cellule ou bien s'il n'était qu'un dérivé de quelque partie modifiée du cytoplasme, de pseudopodes par exemple. Cette dernière interprétation s'appuie : sur l'existence de formes intermédiaires aux Amibes et aux Flagellés, et possédant à la fois un flagellum et des pseudopodes (*Mastigamæba*, *Cercomonas*) ; sur la transformation des pseudopodes ou flagellums, qu'on a pu voir se faire sous le microscope.

B. **Cils vibratiles.** — Plus nombreuses encore que les cellules flagellées sont celles dont la surface est hérissée de petits prolongements habituellement courts et fins, doués d'un mouvement vibratile spécial et nommés pour cette raison des *cils vibratiles* : ce sont, comme les flagellums, des organes de mouvement de la cellule.

Les cellules qui les présentent sont tantôt des êtres unicellulaires, tantôt des éléments de tissu des Métazoaires.

Voici d'abord (fig. 171) un Infusoire cilié, idéal et schématique, et (fig. 172) un autre Cilié, figuré d'après nature. On voit que ce Protozoaire se distingue en première ligne par les cils vibratiles nombreux qui couvrent la surface du corps et lui ont valu le nom de Cilié.

Voici maintenant des cellules épithéliales vibratiles de l'œsophage du Triton. Ce sont des éléments de forme cylindro-conique, dont la base, tournée vers la cavité de l'organe, porte les cils, petits prolongements cylindriques, tous de même longueur, qui s'implantent non pas directement sur la substance cellulaire, mais sur une sorte de plaque ou « plateau » (fig. 173). Si l'observation est faite sur le vivant, on voit les cils s'agiter d'un mouvement particulier, ondulatoire et continu, qui court successivement sur toutes les cellules comme le font les ondulations d'un champ de blé agité par le vent. A de forts grossissements, on reconnaît que chaque cil vibratile est un organite complexe, formé de plusieurs pièces, si bien que la bordure de cils vibratiles représente un appareil très compliqué. Chaque cil se compose en effet, d'après les recherches d'ENGELMANN, de FRENZEL et d'autres auteurs, des parties suivantes (fig. 174) : 1° le *cil* proprement dit, pièce terminale de l'organite, qui s'agite librement dans le milieu ambiant, souvent renflé à sa base en un « bulbe » ; 2° le *corpuscule basal*, ou « pièce basale », relié au bulbe du cil par une « pièce intermédiaire », et représenté par un grain fixé au niveau du plateau et servant de point d'insertion au cil ; 3° la *racine* du cil ou pièce radiculaire, qui du corpuscule basal auquel elle s'attache se prolonge plus ou moins loin dans l'intérieur du protoplasma cellulaire. Ainsi, chaque organite vibratile est composé d'au moins trois articles successifs : le cil, le corpuscule basal, la racine. Mais, comme l'ont montré les recherches minutieuses de FRENZEL, la complication peut être rendue plus grande encore par la présence d'articles accessoires, successivement élargis en nodules et rétrécis en filaments d'union. On comprend que les divers nodules d'un cil vibratile et les fils qui les relient, en se répétant (pour les cils d'une même cellule) à la même hauteur, produiront à la surface de la cellule, examinée à un faible grossissement, l'im-

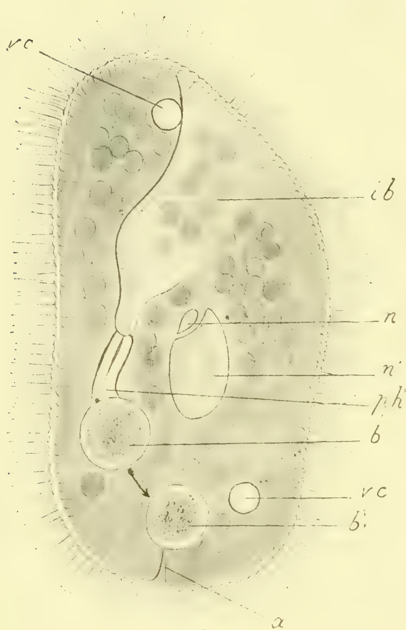


FIG. 172. — *Paramæcium Bursaria.* D'après CLAPARÈDE et LACHMANN.

ib, infundibulum buccal. — *ph*, pharynx ou œsophage. — *b*, bols alimentaires (la flèche indique le sens de leur mouvement à travers l'endoplasme). — *a*, anus. — *vc*, vacuoles contractiles. — *n*, micronucléus. — *n'*, macronucléus. × 250.

pression de bandes plus ou moins sombres, plus ou moins épaisses. Aussi

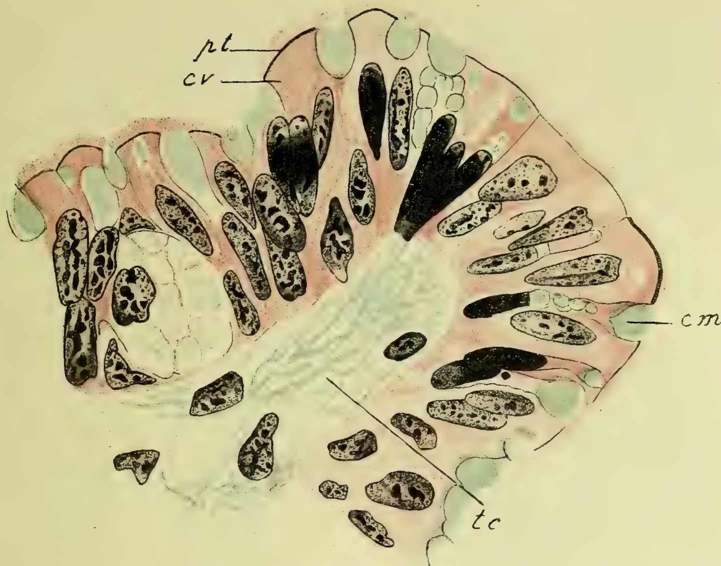


Fig. 173. — *Coupe d'une portion de la muqueuse œsophagienne du Triton avec cellules épithéliales vibratiles.*

cv, cellules épithéliales vibratiles. — *pt*, plateau supportant les cils. — *cm*, cellules épithéliales muqueuses mélangées aux cellules vibratiles. — *tc*, tissu conjonctif. ×500.

l'image du plateau (sur lequel sont implantées les pièces terminales des cils ou cils proprement dits) est due en grande partie à l'alignement horizontal des corpuscules basaux.

Les pièces terminales ou cils proprement dits sont en nombre quelquefois très grand : il y en a 2.500 par exemple chez le Cilié *Paramæcium aurelia ;* habituellement courts, ils peuvent atteindre une longueur considérable.

Les corpuscules basaux ou pièces basales sont de petits grains arrondis, colorables électivement à la manière des corpuscules centraux des cellules (fig. 174).

Les racines ou pièces radiculaires sont de fins filaments, électivement colorables eux aussi à la façon d'un protoplasme différencié. Elles convergent souvent en un cône radiculaire, qui est parfois assez long pour dépasser le noyau, au delà duquel sa pointe se perd dans le cytoplasme (fig. 174).



Fig. 174. — *Schéma de l'appareil cilié d'une cellule à cils vibratiles.*

c, cils. — *b*, bulbe des cils.— *cb*, corpuscules basaux. — *i*, pièces intermédiaires.— *r*, racines convergeant en un cône radiculaire. — *p*, plateau cuticulaire.

Quelques formes aberrantes d'appareils vibratiles méritent d'être signalées. Il a été question plus haut déjà des *Haarzellen*, ces cellules munies d'un flagellum, qui n'est en réalité qu'un faisceau de cils plus ou moins intimement agglutinés. Fürst a montré que l'agglutination porte non seulement sur les pièces libres des cils, mais encore sur les corpuscules basaux qui se soudent en

une plaque continue, et sur les racines qui sont fusionnées en un cône compact.

C'est également à la fusion des cils que sont dus les cirrhes et les membranelles des Ciliés, ainsi que les rames natatoires des Cténophores. Les cirrhes ou soies tactiles des Ciliés, qui servent à la préhension des aliments, sont de grosses soies qui paraissent être dues à la fusion de plusieurs cils, à cause de la différenciation fibrillaire de leur masse (Bütschli) Les membranelles qui garnissent la face adorale des Ciliés, et qu'on trouve aussi dans certaines cellules vibratiles de Métazoaires, sont des membranes formées par la soudure d'un certain nombre de cils ; la membrane a pour base une sorte d'anneau qui correspond à une pluralité de corpuscules basaux, et l'anneau se prolonge à son tour en une lame basilaire représentant les racines fusionnées (Schuberg).

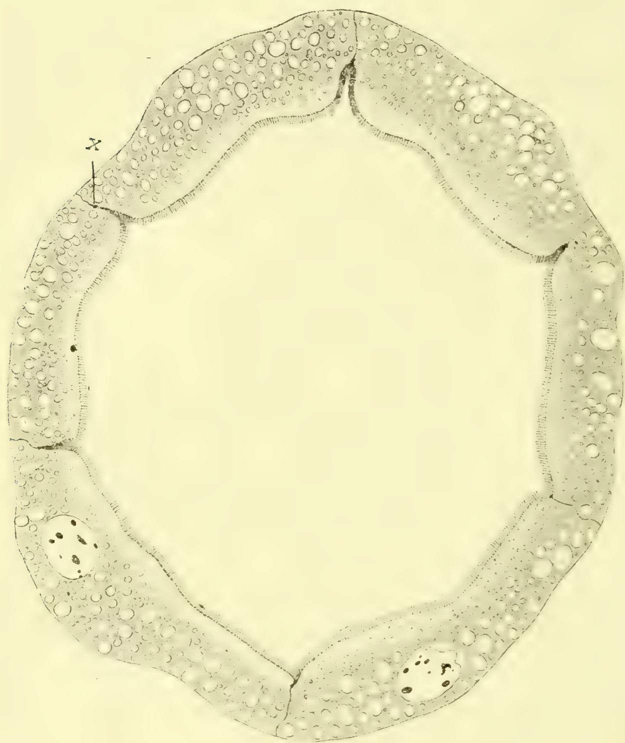


Fig. 175. — *Coupe transversale d'un tube de Malpighi d'une larve d'Insecte* (Gastrophilus equi Fabr.) *avec bordure en brosse.*

En *x*, la coupe du cadre qui correspond à la limite intercellulaire (*Kittleiste*. × 370).

Quant aux rames natatoires des Cténophores, on sait qu'elles garnissent les côtes longitudinales du corps de l'animal ; elles sont formées de longs et nombreux cils soudés, que supportent des cellules épithéliales vibratiles (Chun, Schneider, Samassa).

C. **Bordures en brosse.** — Un grand nombre de cellules épithéliales sont revêtues sur leur face libre de bordures ciliées, qui, quoique très nettes, ne présentent pas chez le vivant, de mouvements vibratiles. D'habitude les cils qui composent ces bordures sont beaucoup plus courts que ceux des garnitures ciliées vibratiles et ils ressemblent à des poils de brosse, d'où les noms de *bordure de poils* (Frenzel), *bordure en brosse* (Tornier), donnés à cette formation (fig. 175).

On trouve surtout cette forme spéciale de garnitures ciliées sur

les épithéliums glandulaires (intestin de beaucoup d'Invertébrés, organes rénaux des Vertébrés, tubes de Malpighi, etc.), où elle a été étudiée par une foule d'auteurs (entre autres VAN GEHUCHTEN, NICOLAS, SAUER). Dans tous ces cas, la bordure en brosse tapisse la face externe de la cellule ; mais il peut arriver aussi qu'elle soit intracellulaire et qu'elle revête une cavité intérieure, véritable vacuole creusée dans le corps cellulaire. C'est le cas pour les cellules visuelles des Hirudinées. On voit (fig. 176) que la grande vacuole que contient cette cellule est limitée par une bordure ciliée, dont les cils s'appuient sur autant de fins corpuscules basaux.

L'affinité morphologique des bordures en brosse et des garnitures vibratiles est indiquée par les attributs communs que possèdent ces deux formations ; car les bordures en brosse ne manquent ni des corpuscules basaux, ni même des racines que possèdent les appareils vibratiles. Les bordures en brosse sont donc des garnitures vibratiles morphologiquement imparfaites, réduites ou imcomplètement développées ; elles diffèrent surtout des bordures vibratiles au point de vue physiologique, par l'absence de vibratilité.

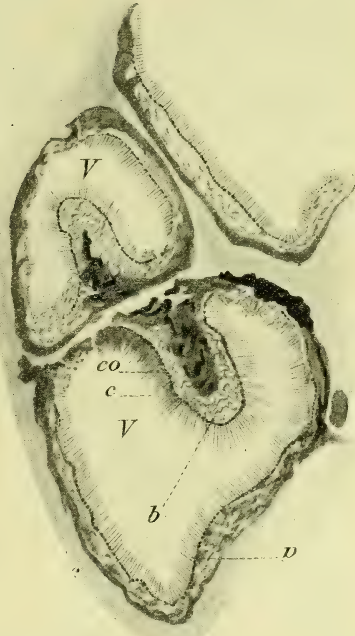


FIG. 176. — *Cellules visuelles d'une Sangsue* Nephelis vulgaris MOQ.-TAND. *avec bordure en brosse tapissant la vacuole intracellulaire.*
V, grande vacuole claire dont la cellule est creusée. — *p*, protoplasme qui entoure la vacuole. — *b*, bourgeon du corps protoplasmique proéminant dans la vacuole. — *c*, bordure ciliée. — *co*, rangée de corpuscules basaux à la base des cils. × 1000.

L'équivalence morphologique de ces deux sortes d'organes de la cellule apparaît d'ailleurs clairement à l'examen de la coupe transversale d'un tube segmentaire de Ver de terre (fig. 177), tube que l'on considère comme étant une cavité intracellulaire. On voit que la surface cavitaire de la cellule porte en deux points diamétralement opposés une touffe de très longs cils, tandis que sur le reste de son étendue elle est tapissée par une bordure de poils courts ; les cils s'insèrent sur une épaisse plaque colorable représentant un complexe de corpuscules basaux fusionnés ; les poils s'implantent sur autant de très petits corpuscules basaux bien distincts. Les cils continuent exactement les poils de la bordure en brosse ; la plaque basale sur laquelle ils reposent continue la rangée des corpuscules basaux des poils.

D. **Plateaux striés**. — Beaucoup de cellules épithéliales présentent, sur leur face libre, une bande de substance réfringente, très solide, qui recouvre la cellule comme d'un plateau et qui porte d'ailleurs ce nom. Fréquemment ce plateau est strié de lignes verticales, parallèles entre elles ; c'est un *plateau strié* (fig. 178). Entre autres interprétations qu'on a proposées pour cette for-

mation, on l'a considérée comme due à l'assemblage et à la coalescence d'un certain nombre de bâtonnets ou de cils juxtaposés, agglutinés par une substance cimentante interstitielle. Pour adopter cette manière de voir, d'abord très favorablement acceptée, puis vivement critiquée, il est actuellement indispensable de retrouver dans les cellules à plateau strié les mêmes parties constitutives que présentent les cellules à cils vibratiles. Or, outre les cils, que représentent les bâtonnets soudés du plateau, on a retrouvé au-dessous de ces bâtonnets les homologues des corpuscules basaux, souvent de forme irrégulière et fusionnés ensemble en une plaque continue ; on a décrit aussi des filaments tout à fait comparables aux racines des cils. Ce qui vient encore à l'appui de la parenté des bordures de cils vibratiles et des plateaux striés, ce sont les formes intermédiaires observées maintes fois entre des cils parfaitement indépendants et des bâtonnets noyés dans une substance fondamentale de remplissage, entre ces bâtonnets à leur tour et de simples stries d'un plateau cellulaire. Les bordures en brosse, avec leurs innombrables variétés, réalisent sans doute ces intermé-

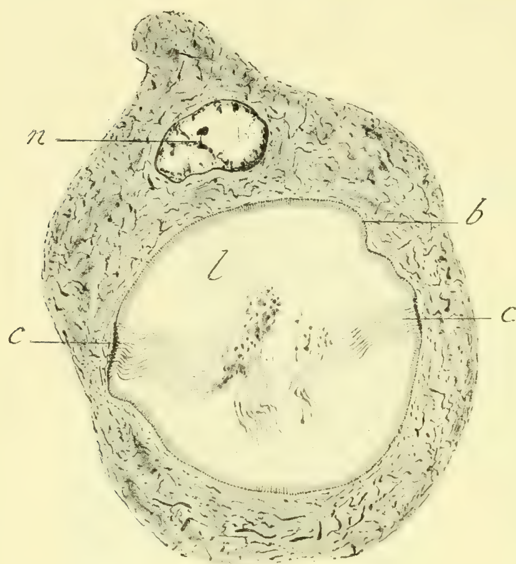


Fig. 177. — *Coupe d'un tube segmentaire d'un Ver de terre* (Lumbricus herculeus Sav.), *avec cils et brosse.*

l, lumière du canal. — *n*, noyau de la cellule à l'intérieur de laquelle le canal est creusé. — *c,c*, les deux touffes de cils, avec leur rangée de corpuscules basaux. — *b*, bordure en brosse, à corpuscules basaux très fins. × 1000.

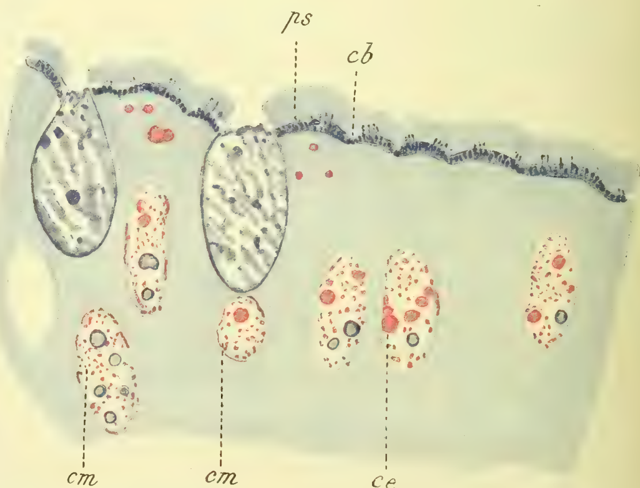


Fig. 178. — *Cellules epithéliales de l'intestin de Salamandre, montrant plateau strié.*

cm, cellules muqueuses. — *ce*, cellules épithéliales à plateau. — *ps*, plateau strié. — *cb*, corpuscules basaux. × 500.

diaires échelonnés entre les deux extrêmes, les cils vibratiles et les stries des plateaux. De même que les bordures en brosse sont des garnitures ciliées dépourvues de vibratilité, les plateaux striés seraient des bordures en brosse atrophiées ou tout au moins détournées de leur rôle primitif et adaptées à une fonction nouvelle (Prenant). On peut donc, comme l'ont fait Frenzel et plusieurs auteurs après lui, réunir dans une même famille les cils vibratiles, les brosses et les plateaux striés. Il est d'ailleurs possible, comme Studnicka et d'autres l'ont fait remarquer, que des formations bien distinctes aient été confondues à tort sous la rubrique de plateaux striés.

E. **Signification morphologique des cils.** — Que représentent ces organes cellulaires spéciaux, que sont les cils vibratiles et leurs dérivés ? S'agit-il de formations irréductibles, n'ayant d'analogues dans aucune autre espèce de cellules, ou bien au contraire le cil n'a-t-il de spécial que sa forme et son mouvement, et n'est-il en réalité que le produit de modifications adaptatives apportées à des organes cellulaires fondamentaux qu'on retrouve dans toute cellule ? Et comme corollaires, les cellules vibratiles et consortes sont-elles des éléments isolés dans le cadre histologique, ou bien ont-elles au contraire d'étroites affinités avec d'autres formes cellulaires ?

Pour résoudre la première partie de la question, il faudrait d'abord connaître la genèse des cils vibratiles, les formes sous lesquelles ils apparaissent. Mais c'est là une étude cytologique extrêmement difficile, que Gurwitsch a commencée et qui ne peut être considérée comme ayant donné des résultats complets. On peut du moins penser que certaines conditions mécaniques sont nécessaires pour le développement des cils. On a pu en effet observer souvent que le protoplasma cellulaire, au contact d'un espace creux de nouvelle formation, se strie verticalement ; ces stries sont sans doute l'expression optique d'autant de colonnettes protoplasmiques séparées les unes des autres par des intervalles, de propriétés optiques et chimiques différentes ; ce sont sans doute des ébauches de cils. C'est ainsi que Trambusti explique la mécanogenèse des bordures en brosse. C'est de la même façon qu'on peut comprendre la formation de la bordure ciliée autour de la vacuole intercellulaire dans les éléments visuels des Hirudinées (Prenant) (fig. 176). Les cils sous leur forme la plus rudimentaire ne seraient donc que des colonnettes protoplasmiques différenciées sous l'influence d'actions mécaniques qui sont encore à déterminer.

Si l'étude de la genèse des cils n'est pas encore assez avancée pour éclairer leur valeur morphologique, la comparaison des cils avec d'autres organes cellulaires donne déjà beaucoup plus d'espérances. Elle repose sur ce principe que les diverses parties dont se compose un appareil cilié, si particulières qu'elles paraissent dès l'abord, ne sont en somme que des organes cellulaires fondamentaux remaniés et autrement adaptés.

Henneguy et Lenhossék ont ouvert la voie dans cette direction. Se fondant sur les réactions colorées semblables des corpuscules basaux et des corpuscules centraux et sur un certain nombre d'autres raisons, ils ont supposé l'homologie des uns et des autres. Les cils des cellules vibratiles, ceux des Infusoires ciliés, ceux des anthérozoïdes, les fibrilles de la queue des spermatozoïdes naîtraient d'une émanation d'un appareil corpusculaire basal, que Webber a pu pour cette raison appeler *blépharoplaste* ; cet appareil

basal n'est à son tour qu'un dérivé du microcentre (fig. 179). Toutes ces formations auraient des relations identiques avec les corpuscules centraux sur lesquels elles s'inséreraient; seulement, dans ces diverses catégories de cellules mobiles, les corpuscules centraux affecteraient autant de formes distinctes, en rapport avec le genre d'organe moteur et la nature du mouvement. Il n'y a pas qu'homologie, tant génétique que morphologique, entre ces différents organes, dérivés du corpuscule central ; il y a aussi analogie fonctionnelle. De même que le corpuscule central passe, on le sait, pour l'organe central d'impulsion dans la cellule, de même chaque corpuscule basal serait pour le cil correspondant une sorte d'organe moteur, de cœur ; et Peter a essayé de prouver expérimentalement qu'en extirpant ces moteurs, le mouvement s'arrêtait. La question de l'identité des corpuscules basaux avec les corpuscules centraux, très étudiée dans ces derniers temps, n'a cependant pas encore reçu de solution satisfaisante.

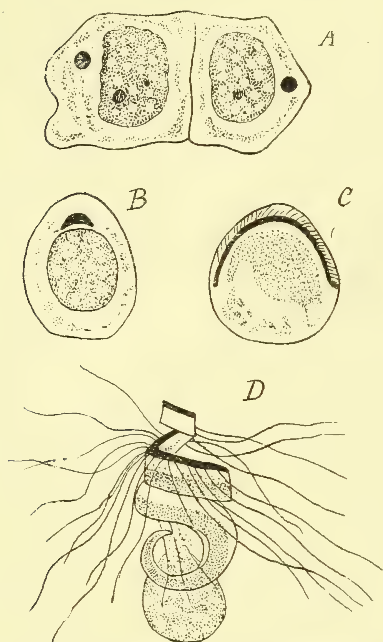


Fig. 179. — *Formation des spermatozoïdes chez les Cycadées.*

Le point A est le corpuscule central. Il se transforme dans des stades ultérieurs (B, C, D) en une plaque (blépharoplaste), de laquelle les cils naissent en C et sur laquelle ils sont implantés en D dans le spermatozoïde définitif. D'après Belajeff.

Quant aux racines des cils et de leurs dérivés, on est moins renseigné encore sur leur valeur morphologique que sur celle des corpuscules basaux, et diverses interprétations ont été proposées, parmi lesquelles la suivante. Se fondant sur leur réaction colorée et sur leur continuité avec les travées du cytoplasme ordinaire, Benda et Prenant les ont considérées comme représentant dans les cellules vibratiles le protoplasme différencié (mitochondres, protoplasma supérieur) que renferme tout élément cellulaire.

On voit donc que, malgré les études minutieuses et répétées dont l'appareil vibratile a été l'objet dans ces dernières années, la signification morphologique de ses parties n'a pas encore été établie. Cependant le principe même qui a dirigé ces recherches est des plus intéressants : c'est l'équivalence des parties différenciées et caractéristiques de la cellule vibratile avec les organes fondamentaux de la cellule. Ce principe n'est toutefois pas accepté par plusieurs auteurs, notamment par Vignon. Pour ces auteurs, les corpuscules basilaires et les racines des cils sont des formations *sui generis*, dont l'homologie avec les parties constitutives et fondamentales de la cellule n'est pas nécessaire ; selon Vignon, les racines et les corpuscules des cils ne sont même pas normalement des organes actifs annexes de l'appareil vibratile, qui n'en a pas besoin pour fonctionner.

E. Signification des cellules vibratiles.— La question de la signification morphologique des cellules vibratiles est le corollaire de celle de la valeur

morphologique des cils. Si ceux-ci ne sont que des organes fondamentaux de la cellule, modifiés et adaptés à un but spécial, les cellules vibratiles ne seront à leur tour que des formes cellulaires passagères, et non pas, comme le veut la donnée classique, des cellules irrévocablement différenciées. Or, nombre de faits disposent, non à donner à la différenciation ciliée le caractère d'un phénomène nécessaire et durable, mais à y voir, au contraire, l'effet contingent et transitoire de conditions extérieures particulières. Les épithéliums ciliés ne naissent pas d'ébauches embryonnaires distinctes, d'ébauches à cellules ciliées, mais se produisent en un point quelconque de l'organisme, dans quelque organe que ce soit. C'est ainsi que M. Duval et d'autres auteurs ont vu l'épithélium péritonéal de la Grenouille et des Mammifères se couvrir transitoirement et localement de cils, au moment de la ponte, dans le trajet que suivent les œufs de l'ovaire à l'orifice de l'oviducte, puis les cils disparaître, la ponte terminée. Une autre observation, de Prenant et P. Bouin, montre que la ciliation ne dépend pas de la nature spécifique de la cellule, mais seulement des conditions auxquelles elle est soumise : dans les follicules ovariens qui se distendent par du liquide, parce qu'ils ne s'ouvrent pas pour donner passage à l'œuf, les cellules épithéliales du follicule (*granulosa*) se couvrent de cils, sous l'influence, sans doute, d'une pression de valeur déterminée, exercée par le liquide intrafolliculaire.

Les cellules ciliées, loin de persister indéfiniment sous leur forme première, peuvent se transformer en d'autres formes cellulaires qui reprendront le caractère de cellules ciliées, et ainsi de suite. L'histogenèse de certains organes, du tube digestif des Batraciens par exemple, est très probante à cet égard ; nombre d'auteurs, entre autres S. H. et S. Ph. Gage, S. Mayer, ont vu, au cours du développement, l'épithélium se présenter tour à tour pourvu et privé de cils.

Il est probable aussi que dans les organes dont l'épithélium est formé d'un mélange de cellules ciliées et de cellules glandulaires non ciliées, dans l'oviducte et l'épididyme des Mammifères par exemple, les deux formes cellulaires ne sont que des états successifs d'un même élément qui, tour à tour, se garnirait de cils vibratiles, puis perdrait ses cils et élaborerait des matériaux de sécrétion. Ce cycle est d'ailleurs parfaitement établi, sinon pour les organes à cellules vibratiles, du moins pour ceux qui renferment des cellules à brosse ; là, plusieurs auteurs ont vu, au cours des processus sécrétoires très actifs dont ces cellules sont le siège, les bordures en brosse disparaître sous la poussée des produits excrétés par la cellule, puis se reformer tour à tour.

Ces différents faits ont donné lieu à cette conclusion de S. Mayer et de Prenant. Tout épithélium a la faculté de pouvoir former des cils à un moment donné et dans des conditions déterminées ; les cellules ciliées ne sont que des éléments transitoirement différenciés et non des formes cellulaires immuablement fixées.

Article 3. — ORGANES CELLULAIRES D'ATTAQUE ET DE DÉFENSE

Chez nombre d'animaux appartenant à des groupes très divers, certaines cellules produisent des organes très spéciaux, qui servent à l'animal

de moyens de défense ou d'armes pour l'attaque de la proie. Bien que très variées dans leur forme et dans leur mode d'action physiologique, ces productions constituent cependant un groupe très naturel d'organes cellulaires, tant à cause du rôle commun qu'ils remplissent, que parce qu'ils ont une origine intracellulaire semblable.

Tels sont les *trichocystes* des Ciliés et les *capsules polaires* des Myxosporidies, les *nématocystes* des Cnidaires, des Turbellariés, des Eolidiens, les *filaments collants* des Cténophores, et aussi les *rhabdites* des Turbellariés.

A. **Trichocystes.** — Les trichocystes des Ciliés, des Paramécies par exemple, sont de petits organes, les uns défensifs, les autres offensifs, pouvant être projetés par l'animal sur sa proie. Ils ont la forme de fuseaux ou de bâtonnets et sont disposés perpendiculairement à la surface du corps. Sous l'influence d'excitations, par exemple de l'action du sérum iodé ils font explosion et expulsent leur contenu, qui se condense sous forme d'aiguilles acérées.

B. **Capsules polaires.** — Les spores des Myxosporidies, par exemple du *Myxidium*, qui est parasite dans la vessie de Brochet, renferment de petits corps creux piriformes, réfringents, appelés « capsules polaires », qui donnent chacun issue à un filament spiralé. Thélohan a montré que chaque capsule se forme dans une cellule spéciale aux dépens de la paroi d'une vacuole cytoplasmique.

C. **Nématocystes et capsules urticantes.** — Chacun sait que le contact d'une Anémone de mer produit une sensation urticante et visqueuse qui est sinon douloureuse du moins désagréable. L'urtication, la viscosité de l'animal sont dues à une foule de petits corps, les « filaments urticants », dont l'animal, sous l'attouchement qu'il a subi, s'est immédiatement hérissé. Chaque filament urticant ou « nématocyste » a été projeté par une véritable décharge hors d'une « capsule urticante » ou « nématogène ». qui le renfermait auparavant et sur laquelle il s'insère par sa base. C'est un dard creux, dont il sort une substance venimeuse et collante ; ce dard creux se continue avec la paroi capsulaire et, dans sa projection, il se dévagine en doigt de gant à partir de son point d'insertion.

La capsule urticante est le produit d'une « cellule urticante », « cellule nématogène » ou « cnidoblaste ». Chaque cellule forme une ou plusieurs capsules, le plus habituellement une seule (Cœlentérés), un très grand nombre (Eolidiens). Toute cellule urticante, observée à l'état chargé, c'est-à-dire avant le rejet du filament urticant dont elle est armée, se compose typiquement des parties suivantes (fig. 180, A). Une mince couche de protoplasma contenant un noyau, forme la partie cellulaire de l'élément. A son pôle supérieur, la cellule porte fréquemment un cil fin appelé « cnidocil » et parfois de petits poils. Ce sont là, d'après Iwanzoff, des vestiges des cils qui garnissaient le cnidoblaste, qui ne serait ainsi qu'une cellule vibratile transformée La transformation essentielle a porté sur le développement intracellulaire de la capsule urticante, qui s'est formée certainement aux dépens d'une vacuole, mais par un mécanisme sur lequel on a beaucoup discuté.

La capsule, fermée en haut par un petit clapet, est à double paroi. Son contenu est formé par le filament urticant qui en remplit la plus grande partie, et par une masse mucoïde qui occupe le reste de la cavité capsu-

laire. Le filament urticant est creux ; il pend dans la cavité de la capsule, à la paroi de laquelle il est attaché et dont il n'est en somme qu'une invagination. Il se compose, sur la cellule chargée, d'un « corps axial » (Möbius), qui en est la base, et d'une partie terminale entortillée autour du précédent.

L'aspect est bien différent sur les cellules déchargées (fig. 180, B). La capsule est à présent vide et presque incolore. Le filament a fait irruption en soulevant le clapet ; on reconnaît : le corps axial, qui forme l'embase ou hampe et qui est armé d'épines ou de crochets disposés habituellement sur trois rangées hélicoïdes, puis la partie terminale ou filament urticant proprement dit (fig. 180, B et 181, A).

Ce n'est là qu'une forme moyenne et schématique des cellules urticantes. Celles-ci sont en réalité de conformation très variable et présentent de nombreuses variétés. L'une d'elles, découverte par O. et R. Hertwig et étudiée par Bedot, est très particulière ; on y trouve un filament enroulé en spirale, d'où le nom de « spirocyste » donné à cet élément, qui se rencontre chez les Actinies (fig. 182).

Le mécanisme de l'action de la cellule urticante a été diversement expliqué. Ce qui est certain, c'est que le liquide mucoïde que contient la capsule est aussi venimeux, qu'il est expulsé sans doute par l'extrémité du tube urticant et que c'est à lui que sont dues les propriétés nocives des capsules urticantes. Le filament urticant est sans doute projeté au dehors, à la suite d'une excitation portée par exemple sur le cnidocil, et sous l'action d'une pression intra-capsulaire trop considérable.

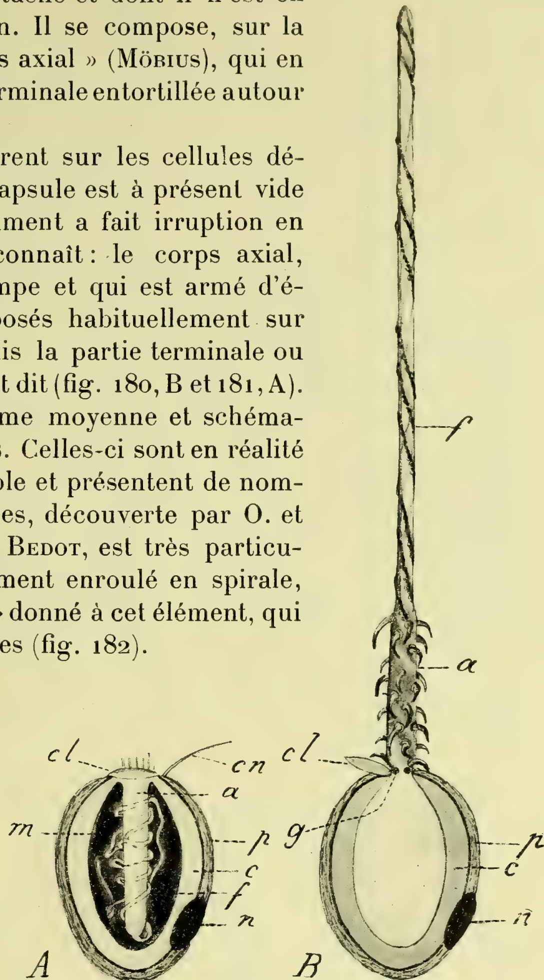


Fig. 180. — *Figure schématique montrant la constitution de la cellule urticante à l'état chargé et déchargé.*

A, cellule chargée. — *p*, couche protoplasmique. — *n*, noyau de la cellule. — *c*, paroi capsulaire. — *cl*, clapet ou coiffe et ses cils courts obturant en haut la cavité capsulaire. — *cn*, cnidocil. — *a*, corps axial, continu avec la couche interne de la paroi capsulaire et se continuant d'autre part par le fil urticant qui s'enroule autour de lui. — *m*, masse colloïde très colorable et floconneuse qui remplit la cavité capsulaire.

B, cellule déchargée. — *p*, *n*, *c*, comme en A. — *cl*, le clapet rejeté de côté. — *a*, le corps axial devenu l'embase du filament urticant ; sur ce corps axial trois rangées spirales de crochets ; à sa base, deux granules colorés *g*. — *f*, le filament urticant avec trois côtes spirales continuant les rangées de crochets.

L'action des filaments urticants est double : mécanique et chimique. L'action mécanique est due à ce qu'avec leurs épines et leurs côtes, ils forment une sorte de stylet triangulaire, s'enfonçant dans la proie. L'effet chimique est produit par la masse gélatineuse et venimeuse qui remplit la capsule et

par suite le filament, et qui est déversée dans la plaie par le bout du filament rompu. La projection du filament rend ainsi possible l'action à grande distance de la sécrétion collante et venimeuse.



Fig. 181.— *Nématocystes* (*cellules urticantes*) *d'une Actinie* (Anemonia sulcata).

A, B, C, divers états montrant des particularités différentes. — En A, la cellule déchargée, ayant projeté son long filament urticant. – *p*, son protoplasma. — *n*, son noyau. — *f*, filament urticant. — *e*, l'embase de ce filament, hérissée d'épines.— *g*, globules qui se trouvent à l'origine de l'embase. × 1000.

La cellule urticante est à la fois un élément glandulaire et une cellule vibratile transformée. Schneider a insisté sur le caractère glandulaire de la cellule urticante, dont le produit de sécrétion est la substance mucoïde et venimeuse. Iwanzoff a dévoilé, d'autre part, l'origine vibratile du cnidoblaste ; il le considère comme dérivé d'un élément vibratile, dont certains cils auraient persisté en partie sous la forme du cnidocil et des petits poils qui l'accompagnent, tandis que les autres se seraient puissamment développés pour former le fil urticant, dont les côtes et les rangées de crochets représentent autant de cils démesurément agrandis et soudés.

D. **Cellules collantes ou préhensiles.** — Ces éléments, décrits par Chun, Hæckel, R. Hertwig, Samassa et d'autres, garnissent les tentacules des Cténophores (fig. 183). Ils forment à la surface du tégument des proéminences hémisphériques, en forme de têtes de clous de tapissier, remplies de granules saillants et si bien collants, qu'ils s'attachent aux objets qui touchent les tentacules, de telle sorte que ces cellules collantes ou préhensiles servent à l'animal à immobiliser la proie qu'il a saisie avec ses tentacules. Un filament spiral, enroulé autour d'une fibre rectiligne, s'attache au centre de la partie hémisphérique d'une part et se continue d'autre part par une fibre musculaire ; ce fil spiral se déroule subitement au contact des corps étrangers et dès que l'accolement s'est produit.

E. **Rhabdites.** — A cette série d'organes cellulaires défensifs et offensifs, on peut rattacher les « *rhabdites* » des Turbellariés (fig. 184). En effet, les cellules productrices de ces corps ont été considérées par les zoologistes compétents

(v. GRAFF, HALLEZ) comme voisines des cellules urticantes. D'autre part, les rhabdites jouent le même rôle que les organes cellulaires dont il vient d'être question ; ce sont des corps de nature sans doute venimeuse que l'animal émet pour capturer sa proie.



FIG. 182. — *Spirocyste (variété de cellule urticante) de la même Actinie.*

f, filament déroulable. — *n*, noyau de la cellule. × 1000.

Si l'on examine une coupe de Planaire, on voit

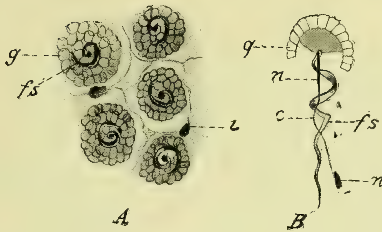


FIG. 183. — *Cellules préhensiles (Greifzellen) d'un Cténophore*, Hormiphora

A, vue de face d'un lambeau d'épithélium, comprenant les cellules préhensiles et le tissu interstitiel *i*. — *g*, grains des cellules préhensiles. — *fs*, filament spiral.

B, une cellule préhensile, avec son dôme hémisphérique de grains *g*. — *fs*, filament spiral. — *c*, filament central avec ses deux noyaux *n*, *n*. × 750. D'après SAMASSA.

que la surface du corps est hérissée de petits bâtonnets colorables qui paraissent s'être formés dans la couche la plus superficielle du corps (fig. 184). En réalité, cependant, ils doivent leur origine à des cellules profondes qui montent de la profondeur vers la surface, où elles abandonnent successivement les rhabdites qu'elles ont formés.

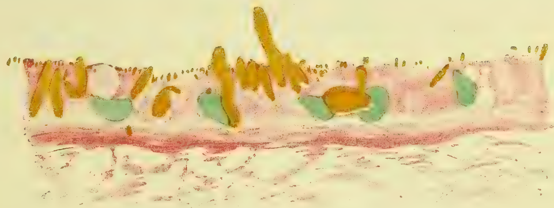


FIG. 184. — *Coupe du tégument d'une Planaire* (Dendrocœlum lacteum OERST), *avec rhabdites.* Les rhabdites sont colorés en orangé. × 500.

ARTICLE 4. — ESPACES ET CANAUX INTRACELLULAIRES.

Dans toute cellule peuvent prendre naissance, par suite d'une variation de la pression osmotique, une ou plusieurs vacuoles remplies d'une matière plus fluide que le protoplasma lui-même, et limitées par une pellicule, la membrane vacuolaire, que forme le protoplasma condensé. Cette vacuole n'est pas un véritable organe cellulaire ; elle est, en effet, temporaire et n'occupe pas dans la cellule une place déterminée ; il lui manque donc, pour être un organe de la cellule, la fixité à la fois dans le temps et dans l'espace.

Le maintien ou la reproduction des conditions qui ont déterminé une première fois la formation d'une vacuole aura pour résultat de la rendre fixe

et permanente et permettra une différenciation plus parfaite de la membrane vacuolaire. D'autre part, la fusion de plusieurs vacuoles en un espace unique pourra donner lieu soit à un espace central, soit à un canal, selon que les vacuoles se seront ouvertes les unes dans les autres ou bien l'une dans l'autre en série longitudinale. Ainsi prendra naissance un espace ou canal intracellulaire, à paroi souvent hautement différenciée. Ce schéma de la genèse d'un espace ou canal intracellulaire, établi tout d'abord par Leydig, a été accepté depuis par un grand nombre d'auteurs et appliqué à des organes cellulaires variés. La figure schématique 185 donnera une idée du mode de formation d'un canal cellulaire.

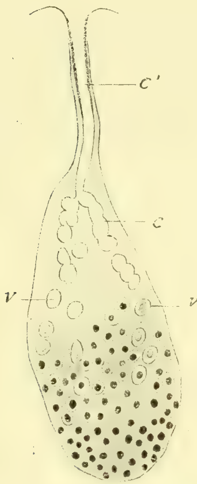


Fig. 185. — *Formation d'un canal intracellulaire, dans le cas d'une cellule glandulaire.*

v, vacuoles. — *c*, canal résultant de la confluence des vacuoles. — *c'*, partie du canal où la paroi s'est différenciée en s'épaississant, s'ornant de sculptures et se modifiant chimiquement.

Les espaces et canaux intracellulaires sont de type très varié, et les principaux d'entre eux pourront seuls être brièvement examinés.

A. **Canaux intracellulaires des éléments glandulaires.** — La forme la plus rudimentaire sous laquelle se présentent les canaux intracellulaires dans les éléments glandulaires est représentée par les *capillaires sécréteurs* des glandes des Vertébrés.

Examinant la terminaison du canal excréteur d'une glande (fig. 186), on a constaté depuis longtemps que ce canal ne se termine pas en cul-de-sac dans l'intérieur du tube sécréteur, mais que du cul-de-sac partent des « canalicules intercellulaires » qui cheminent entre les cellules glandulaires. Puis on a vu souvent que de ces canalicules intercellulaires à leur tour partent des diverticules qui s'enfoncent dans le corps cellulaire. Ces canalicules intercellulaires et leurs diverticules intracellulaires, notamment ces derniers, ont été généralement appelés *capillaires sécréteurs* à cause de leur finesse. C'est en eux que le produit de sécrétion est déversé tout d'abord avant d'être expulsé au dehors. Ils ont été constatés à l'aide des procédés les plus divers (observation directe de leurs contours, coloration de leur contenu, injection de leur lumière) dans nombre de glandes différentes, notamment dans le foie, et leur constatation est devenue aujourd'hui un fait banal d'observation. Le débat s'est donc ouvert, sinon sur leur existence, du moins sur leur genèse et sur leur nature. On a généralement admis, à la suite de Kupffer, qu'ils se forment aux dépens de vacuoles ou « ampoules de sécrétion », dans

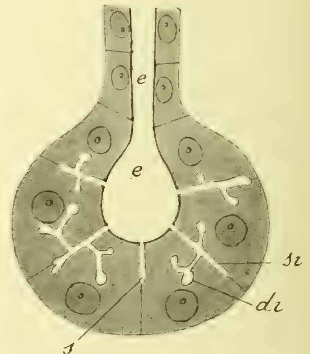


Fig. 186. — *Schéma de la coupe d'un acinus glandulaire chez un Vertébré.*

e, canal excréteur et lumière de l'acinus. — *s*, capillaires sécréteurs (*si*, canalicules sécréteurs intercellulaires ; *di*, leurs diverticules intracellulaires).

lesquelles se dépose temporairement le produit de sécrétion et qui s'ouvrent ensuite les unes dans les autres pour former le capillaire sécréteur. Quant à leur nature, les auteurs sont partagés sur la question de savoir s'ils possèdent ou non une paroi propre et s'ils sont par suite de simples lacunes intra-cytoplasmiques ou bien de véritables canaux intracellulaires. Étant donnés les intermédiaires qui unissent les unes aux autres, c'est là une question presque oiseuse.

Dans les glandes des Invertébrés, les canaux sécréteurs intracellulaires atteignent le plus souvent un haut degré de différenciation. Les glandes dont il s'agit sont presque exclusivement des glandes cutanées, affectées à des usages d'ailleurs variés ; c'est chez les Arthropodes qu'elles présentent la plus grande diversité de constitution et qu'elles sont le plus répandues. Leur forme est si différente qu'il est difficile de les ramener à un type fondamental. Tout au plus peut-on distinguer deux groupes. Dans l'un, la cellule glandulaire, isolée ou réunie à d'autres cellules semblables en une masse plus ou moins grosse, représente à elle seule une glande ; c'est une glande unicellulaire, pourvue de canaux sécréteurs intracellulaires et d'un canal excréteur qui lui est propre ; d'ailleurs, toute cellule glandulaire (celles mêmes, il faut le remarquer, qui composent les glandes des Vertébrés) peut être considérée morphologiquement comme une glande unicellulaire, puisque les capillaires sécréteurs qui traversent son cytoplasme sont des canaux sécréteurs lui appartenant en propre. L'autre groupe est formé de glandes pluricellulaires, dont les éléments n'ont ni la même constitution ni le même rôle ; les uns sont des cellules sécrétantes ; un ou plusieurs autres contiennent le canal excréteur.



FIG. 187. — *Glande anale du* Blaps mortisaga L.
Extrémité d'un tube de la glande, montrant trois cellules ; dans chaque cellule, le noyau *n*, la vésicule striée *v*, l'ampoule *a*, le canal excréteur et sa gaine *c. g.* × 250.

Telles sont, par exemple, les glandes cutanées d'*Argulus*, des Orchestides, des Daphnides et de bien d'autres Crustacés, étudiées surtout par CLAUS, les glandes salivaires des Hippérines et des Cirrhipèdes (KUNSTLER, GRUVEL), les glandes salivaires des Abeilles (LEYDIG, FOREL, SCHIEMENZ),

les glandes cémentaires des Cirrhipèdes (KOEHLER), les glandes anales des Coléoptères (GILSON) et tant d'autres.

Dans toutes ces glandes, le protoplasma de la cellule, accompagné de la membrane cellulaire, se prolonge plus ou moins loin pour former la paroi d'un conduit excréteur plus ou moins long. Les capillaires excréteurs sont plus ou moins abondamment ramifiés à l'intérieur du corps cellulaire. La paroi du canal excréteur est souvent très fortement différenciée, comme

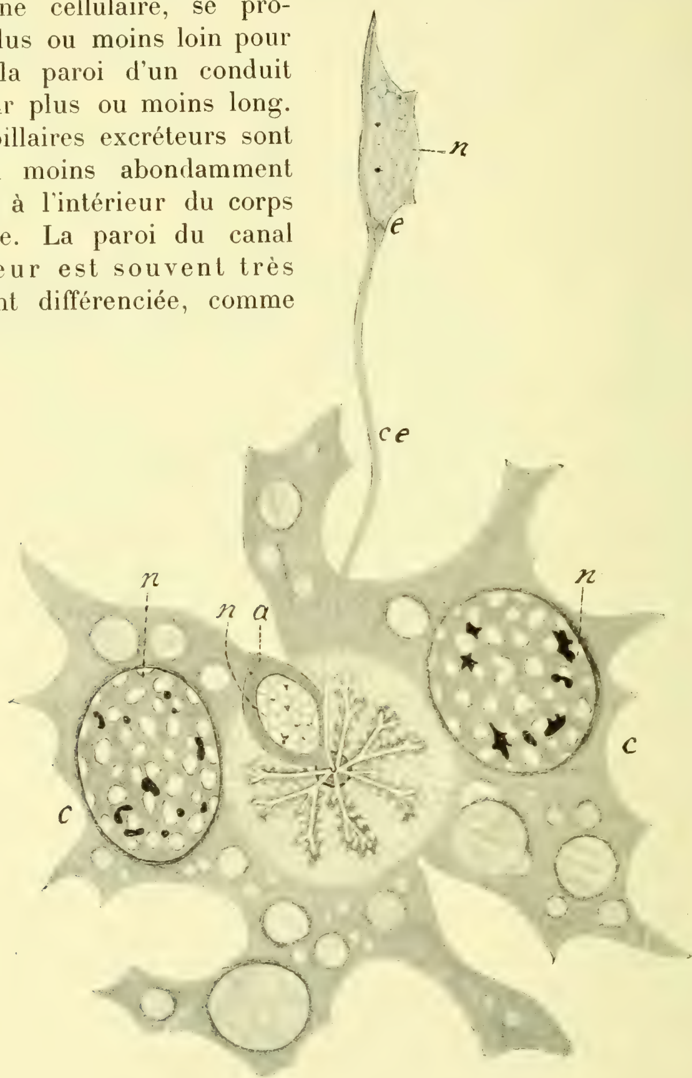


FIG. 188.— *Glande pluricellulaire des pattes d'un Crustacé amphipode* (Phronima sedentaria FORSK.).
c, c, cellules sécrétantes. — *a*, cellule ampullaire. — *e*, cellule du canal excréteur. — *c, e*, canal excréteur. — *n*, noyaux. D'après K.-W. ZIMMERMANN.

dans les glandes anales du *Blaps*, qui sécrètent un liquide puant, moyen de défense de l'animal (fig. 187). Ici, le canal naît d'une ampoule placée à l'intérieur d'une vésicule radiée, claire, de laquelle irradient les travées du cytoplasme, puis il parcourt la cellule sous forme d'un tube pelotonné, entouré d'une gaine hyaline, épaisse, et enfin se prolonge hors de la cellule, enveloppé par une membrane qui continue la membrane cellulaire.

Dans les glandes pluricellulaires, il y a une véritable division du travail

entre les éléments qui les constituent, les uns fonctionnant comme cellules excrétrices, les autres comme éléments sécréteurs. Telles sont les glandes des pattes de *Phronima* (P. Meyer, Claus, K.-W. Zimmermann) et les glandes de l'urostyle du Cloporte étudiées surtout par Huet et Ide. Ces glandes (fig. 188) comprennent une masse sécrétante, profondément découpée, et un court canal excréteur. Elles possèdent quatre noyaux et sont sans doute formées par quatre cellules, dont les corps protoplasmiques sont confondus ; deux des noyaux sont situés dans la partie sécrétante, qui est creusée de canaux intracellulaires ramifiés ; deux autres noyaux aplatis se trouvent dans la paroi du canal excréteur.

Une place à part doit être faite, parmi les glandes dont les cellules sont creusées de canaux sécréteurs, aux organes excréteurs des Invertébrés, notamment aux « néphridies » des Annélides (Claparède, Hatschek, Vejdovsky), des Turbellariés (Kennel), des Nématodes (Nassonow), et des Hirudinées (Bourne, Bolsius, Graf).

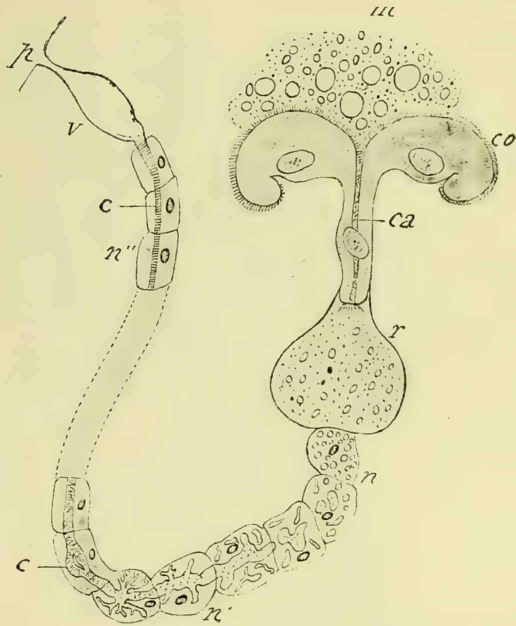


Fig. 189. — *Schéma de la glande néphridienne d'une Hirudinée.* *m*, masse à excréter. — *co*, couronne. — *ca*, canal de l'entonnoir. — *r*, receptaculum. — *n*, *n'*, *n''*, cellules néphridiennes. — *c*, canal. — *v*, renflement vésical. — *p*, orifice cutané. D'après A. Graf.

Le Ver de terre réalise un premier type. La néphridie est un tube pelotonné, dit « organe en lacet », où l'on peut distinguer deux parties, l'une étroite et transparente, l'autre large et opaque. Des coupes pratiquées sur la première la montrent constituée par un tube protoplasmique, dont la lumière paraît intercellulaire et dont la paroi, garnie de cils vibratiles et d'une bordure en brosse, a déjà été décrite (p. 61 et 172 et fig. 39 et 177). La cellule néphridienne, dans cet exemple, est donc perforée par un canal intracellulaire volumineux qui n'a de commun avec les capillaires sécréteurs des autres glandes que sa situation intracellulaire.

Il en est tout autrement pour les néphridies des Hirudinées, qui forment un second type, plus semblable à celui des glandes ordinaires.

Une partie de la néphridie des Sangsues est différenciée en une véritable glande néphridienne, formée de cellules placées bout à bout (fig. 189). Ces cellules, de forme irrégulièrement découpée, unies du reste entre elles par des ponts protoplasmiques, présentent vers leur centre un canal spacieux ; à la périphérie, dans une zone de protoplasma strié, on voit les dernières ramifications de ce canal (fig. 189, 190). Graf a montré que c'est là en quelque sorte dans l'évolution de la cellule néphridienne de Sangsue une

période d'état; que si l'on examine les cellules précédentes de la série, on voit comment les canalicules intracellulaires résultent dans un stade antérieur de la confluence de vacuoles cellulaires; et que si l'on s'adresse aux cellules qui suivent, on voit les canalicules confluer à leur tour en un unique canal central qui devient de plus en plus gros et forme le canal excréteur de la glande néphridienne.

B. **Cellules trachéales.**— On peut donner le nom de *cellules trachéales* à

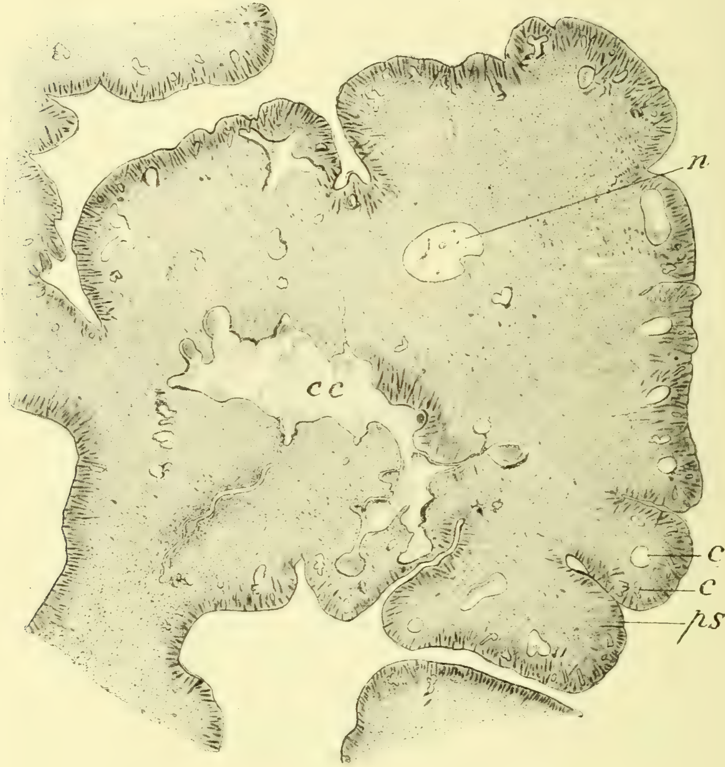


FIG. 190. — *Portion d'une néphridie d'*Hirudo medicinalis L.

Une des cellules glandulaires a été représentée, ainsi que les parties adjacentes des cellules voisines. — *n*, le noyau. — *cc*, canal central. — *ps*, protoplasma strié périphérique. — *c*, *c*, ramifications terminales du canal central. × 500.

des cellules qui contiennent des trachées à titre de canaux intracellulaires. D'après LEYDIG, HOLMGREN, KLEMENSIEWICZ et CAJAL, presque toutes les cellules des Trachéates renferment des trachées intracellulaires.

Il en est ainsi pour les cellules nerveuses, les cellules glandulaires de diverses sortes, les cellules musculaires (CAJAL) (voir fig. 402), dans l'intérieur desquelles viennent se terminer les dernières ramifications des trachées. Certaines cellules surtout méritent le nom de trachéales, parce que leur caractère morphologique essentiel réside dans la présence de trachées intracellulaires, et que leur rôle physiologique paraît lié à l'existence de ces tra-

chées. Tel est le réseau d'éléments trachéaux étudiés par Holmgren, et surtout telles sont les cellules trachéales décrites par Enderlein et Prenant chez la larve d'Œstre du Cheval. Cette larve renferme un organe coloré en rouge, dont les cellules volumineuses reçoivent chacune une abondante rami-

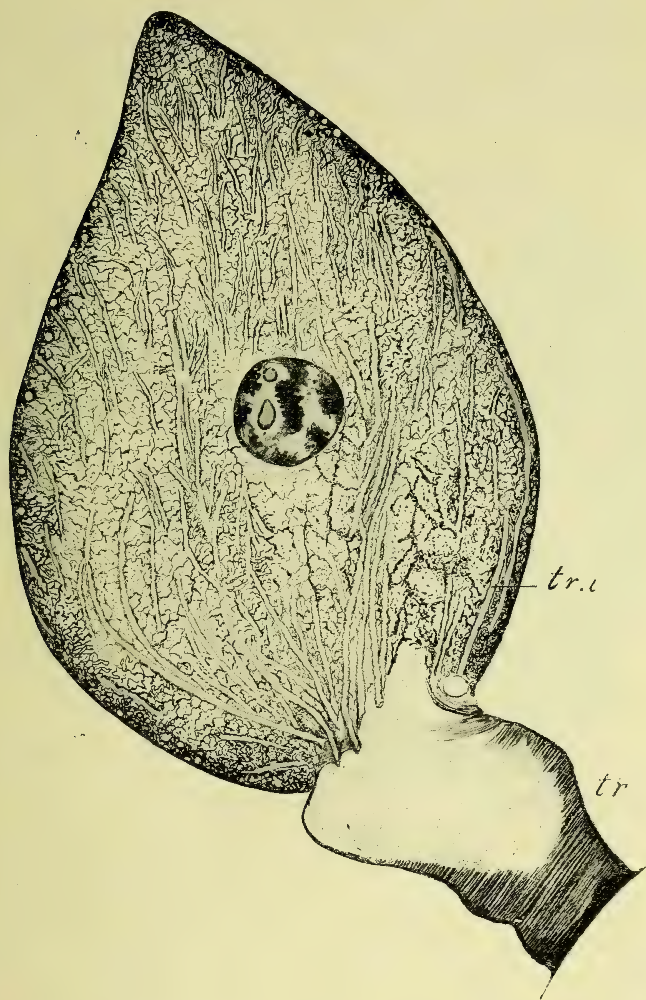


Fig. 191. — *Une cellule de l'organe trachéal glandulaire chez la larve de l'Œstre du Cheval* (Gastrophilus equi Fabr.).
tr, trachée afférente à la cellule trachéale glandulaire. — *tr. i*, trachées intracellulaires. × 500.

fication trachéale (fig. 191). Ces cellules, qui paraissent rentrer dans la catégorie des œnocytes (v. livre VII), se transforment insensiblement en cellules graisseuses par dépôt de graisse dans leur cytoplasme, en même temps que le système trachéen intracellulaire disparaît peu à peu ; il est vraisemblable que la formation de la graisse est la conséquence de la riche oxygénation de ces cellules, liée à la présence des trachées intracellulaires. Il est difficile d'admettre, étant données les relations très intimes des derniers ramuscules trachéens avec le cytoplasme, que les trachées ont pénétré la cellule de dehors en dedans en poussant toujours plus loin leurs rameaux. Il est plus

admissible qu'elles se sont formées sur place par différenciation locale du cytoplasme à la manière des capillaires sécréteurs et des canalicules intracellulaires des éléments glandulaires, de telle sorte que les trachées intracellulaires représentent ici les canaux aérifères d'une cellule glandulaire spéciale (fig. 192).

C. **Canaux intracellulaires des cellules nerveuses et d'autres cellules.** — On a décrit dans ces derniers temps, dans le cytoplasme des cellules nerveuses et de quelques autres sortes de cellules, des éléments glandulaires par exemple, un système compliqué de canaux tortueux (Holmgren, Studnicka,

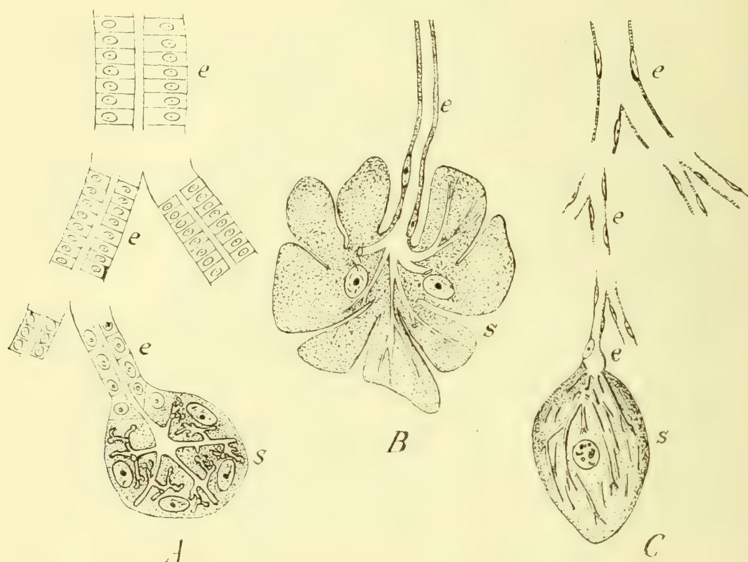


Fig. 192. — *Schémas montrant la correspondance des trachées intracellulaires des glandes trachéales avec les capillaires sécréteurs des autres glandes.*

A, glande composée d'un Vertébré. — B. glande simple, bicellulaire, de l'urostyle des Oniscides. — C. glande trachéale de la larve d'Œstre du Cheval.

e désigne partout le canal excréteur, qui en C est une trachée. — *s* indique les capillaires sécréteurs, représentés en C par les trachées intracellulaires.

Sjöbring, Retzius, Bethe) (fig. 193). Tandis que Studnicka et Sjöbring les font naître d'alvéoles cellulaires fusionnés et les comparent à des capillaires glandulaires intracellulaires, pour Holmgren ils proviennent du dehors, ils ont pénétré secondairement dans la cellule et représentent des voies de la lymphe ou « canalicules du suc » qui sont en rapport intime avec la nutrition de la cellule. On ne sait pas encore si ces canaux des cellules nerveuses et d'autres éléments cellulaires ne coïncident pas avec les réseaux de filaments que Golgi et ses élèves ont décrits sous le nom d' « appareil réticulé » des cellules nerveuses, et avec les pelotons signalés dans les mêmes cellules par Nelis. On ne sait pas davantage si toutes ces formations ne sont pas, comme Ballowitz le suppose, des formes particulières de la sphère. Holmgren, de son côté, attribue les canaux intracellulaires des éléments nerveux et épithéliaux à la liquéfaction d'un réseau spécial, le « trophosponge » ; celui-ci, à son tour, serait une émanation des prolongements issus de cellules étoilées environnantes.

D. Poches et canaux sécréteurs des plantes. — Chez nombre de plantes un produit de sécrétion se dépose tantôt à l'intérieur d'une cavité intracellulaire, tantôt dans un méat intercellulaire. Les espaces sécréteurs des plantes peuvent donc, en raison de cette double origine, être séparés en deux groupes bien naturels. Le groupe des espaces intracellulaires seul doit être examiné dans ce chapitre.

Les cellules qui se creusent d'un espace où se déposera le produit sécrété sont tantôt isolées, tantôt réunies en fibres, tantôt enfin ouvertes les

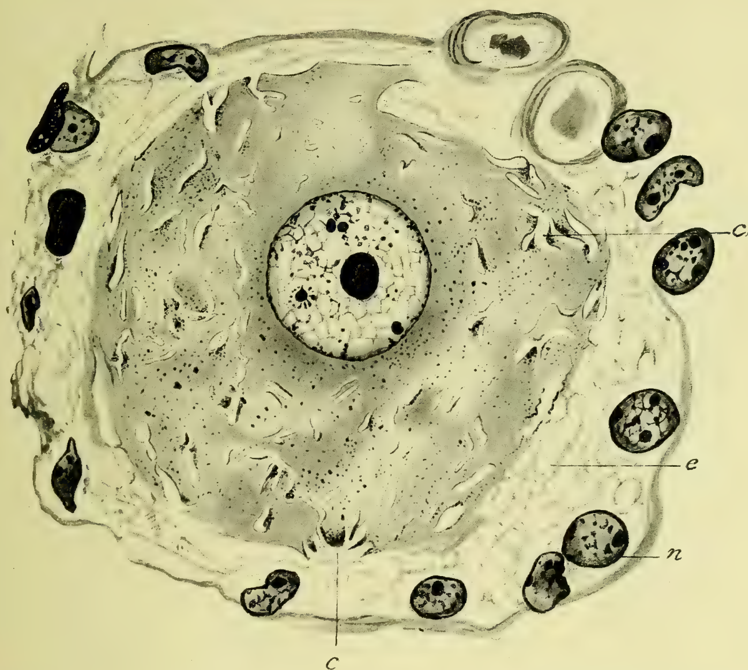


Fig. 193. — *Cellule nerveuse du ganglion spinal du Veau avec canalicules intracellulaires.*
c, c, canalicules intracellulaires, que l'on voit déboucher à la surface de la cellule. – n, noyaux des cellules conjonctives qui entourent la cellule nerveuse. — e, espaces lymphatiques ménagés entre les prolongements des cellules conjonctives, formant un vaste sinus péricellulaire cloisonné où s'ouvrent les canalicules intracellulaires. Préparation de St. Maziarski. × 1000.

unes dans les autres pour former de longs tubes appelés « canaux laticifères ».

Pour ce qui est des cellules isolées, il n'y a pas de limite nette entre celles où le produit sécrété s'amasse dans une cavité intracellulaire nettement délimitée, et celles où le produit de sécrétion remplit confusément tout le corps cellulaire, telles les cellules tanifères des *Rubus* et d'autres plantes, les cellules laticifères de l'écorce des *Cinchona*, les cellules à raphides et bien d'autres. D'autre part, il faudrait se garder de prendre pour espaces d'origine intracytoplasmique des cavités sécrétrices telles que celles des cellules isolées, disséminées dans le parenchyme des *Camphora*, *Posidonia*, celles des poils glandulaires à essence des Labiées, etc. ; car dans ces cas la poche sécrétrice se développe non dans le cytoplasme, mais à l'intérieur de la membrane cellulaire gélifiée.

Les vaisseaux laticifères des Euphorbiacées, des Apocynées et Asclépiadées sont, en réalité, des cellules gigantesques très ramifiées, creusées d'un canal intracellulaire où le latex s'accumule et circule. Ces vaisseaux prennent naissance dans l'embryon aux dépens d'un petit nombre de « cellules initiales », différenciées de très bonne heure dans la région libérienne, qui, par un accroissement rapide et considérable, fournissent à elles seules tout le système laticifère de la plante adulte (fig. 194).

Les laticifères des Monocotylédones et ceux de la plupart des plantes

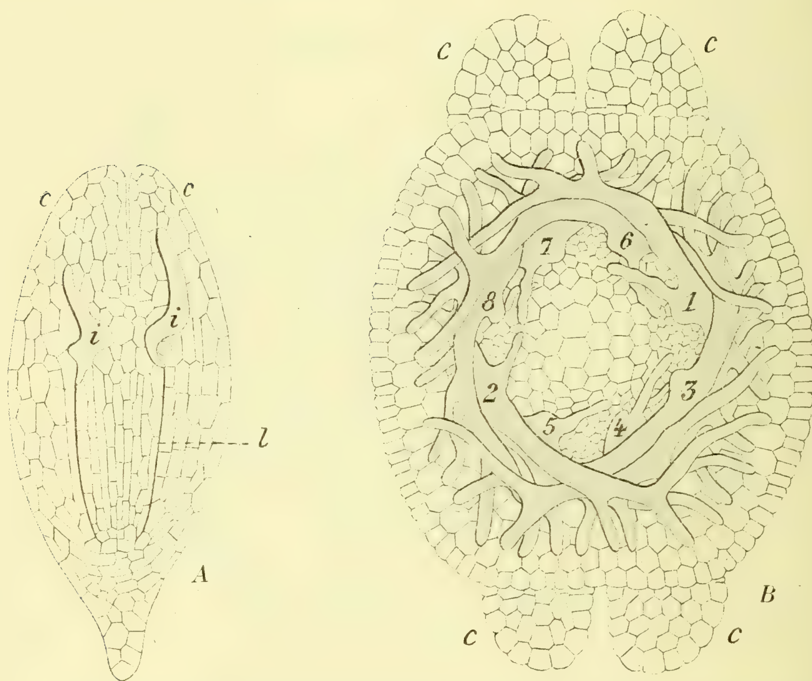


Fig. 194. — *Coupe longitudinale d'embryons d'*Euphorbia exigua *avec les cellules initiales des laticifères.*

A, embryon plus jeune; coupe longitudinale perpendiculaire au plan cotylédonaire. *i, i,* initiales. — *l,* ligne de séparation entre l'écorce et le cylindre central.— *c, c,* cotylédons.— *s,* suspenseur. × 260.

B, embryon plus âgé ; coupe passant par le plan nodal. — 1-8, renflements nodaux des 8 initiales des laticifères. — *c, c,* base des cotylédons. × 250. D'après Chauveaud.

Dicotylédones sont formés d'une façon différente. Au lieu de représenter de simples cellules très agrandies, ils sont dus à la fusion de cellules nombreuses en des canaux continus. Les files cellulaires sécrétées qui constituent les laticifères (« vaisseaux utriculeux ») des Monocotylédones représentent un point de départ dans la série des canaux laticifères. Les plus simples de ces vaisseaux ne diffèrent guère du parenchyme ambiant que par la longueur plus grande des cellules constituantes et par leur superposition en séries verticales (fig. 195). Quand les vaisseaux utriculeux sont plus développés, les cellules d'une même série se fusionnent par la résorption des cloisons transverses, de façon à former de longs tubes, et on se trouve ainsi amené au cas le plus parfait, celui des vaisseaux laticifères.

Les vaisseaux laticifères des Dicotylédones proviennent aussi de la

fusion de cellules disposées en séries longitudinales simples ou rameuses, et, dans ce dernier cas, anastomosées entre elles. Comme leur nom l'indique, les canaux laticifères sont remplis d'un suc plus ou moins laiteux, dit « latex », riche en matières grasses, cire, caoutchouc, gutta-percha. On trouve des laticifères vrais chez les Papavéracées, les Composées liguliflores, les Campanulacées et les Lobéliacées, les Sapotacées, les Papayacées, les Urticées. Les cellules qui

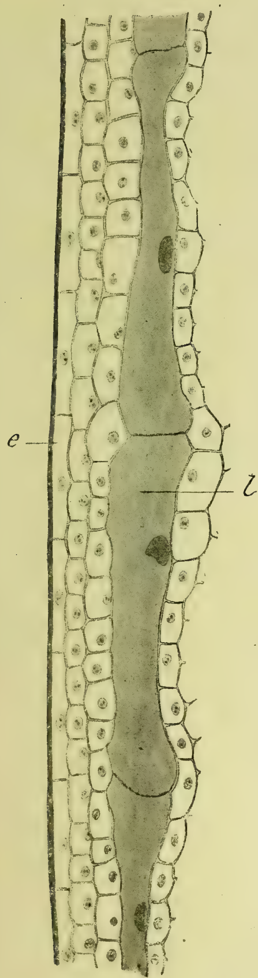


Fig. 195. — *Coupe longitudinale à travers une écaille d'un bulbe d'*Allium cepa *avec cellules des vaisseaux laticifères.*

l, cellules laticifères. — *e*, épiderme. × 125.

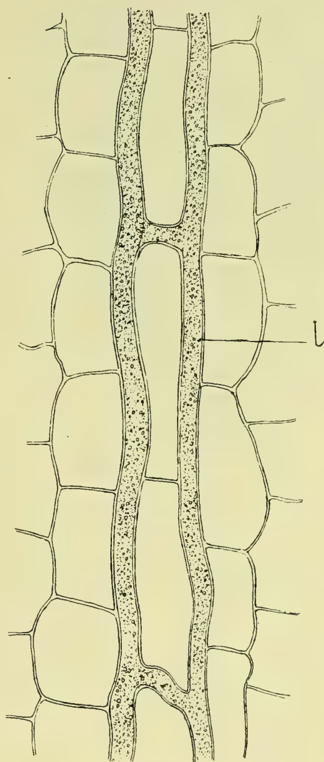


Fig. 196. — *Laticifères d'une Composée* (Sonchus oleraceus). — *l*, laticifères. × 125.

forment les laticifères appartiennent, soit aux faisceaux libéro-ligneux, soit au tissu fondamental de l'écorce ou de la moelle. Rarement isolés les uns des autres, les laticifères contractent le plus souvent entre eux des anastomoses, et forment un puissant réseau étendu dans toute la plante (fig. 196).

Article 5. — ORGANES DES UNICELLULAIRES.

Les êtres unicellulaires présentent des formations multiples et variées en rapport avec les fonctions très diverses que possède la cellule, obligée de se suffire à elle-même, puisqu'elle mène une vie indépendante. Outre les organes squelettiques, les flagellums et les cils que nous connaissons déjà. outre les fibrilles musculaires dont il sera question dans un article spécial (livre VI), on voit se différencier chez eux plusieurs autres organes.

A. **Vacuoles et canaux des Unicellulaires.** — Les vacuoles liquides jouent dans la vie des êtres unicellulaires un rôle considérable qui en fait de véritables organes de la cellule. Parmi ces vacuoles, les unes sont pulsatiles, c'est-à dire animées de mouvements rythmiques d'expansion et de resserrement ; ce sont les *vésicules* ou *vacuoles pulsatiles* ou *contractiles.* Les autres au contraire persistent indéfiniment ou du moins demeurent très longtemps dans le corps cellulaire ; telles sont les vacuoles qui, véritables appareils hydrostatiques, assurent aux Radiolaires qui flottent librement dans l'eau de mer les moyens d'y monter ou d'y descendre.

Les *vacuoles contractiles* ou *pulsatiles* méritent un examen plus détaillé.

Quand on observe pendant quelques instants un Infusoire cilié, on voit paraître dans la masse du corps, au niveau de la couche corticale de l'endoplasme, un disque plus clair, diaphane, blanchâtre. On voit ensuite ce disque se rétrécir graduellement, puis disparaître tout à coup, réapparaître, se rétrécir et disparaître de nouveau, et ainsi de suite, avec une si remarquable périodicité qu'on a pu comparer ces mouvements à ceux du cœur et parler de systole et de diastole. C'est là ce qu'on appelle la vacuole ou mieux la vésicule pulsatile ou contractile des Infusoires et d'autres Protozoaires. Elle n'est d'ailleurs que l'organe central, animé de mouvements rythmiques, de tout un système de très fins canalicules qui parcourent le corps (Balbiani, Fabre-Domergue).

Ce qui donne à cette vacuole contractile et aux canaux qui lui font suite un cachet tout spécial, c'est que ce sont là des organes qui, bien que remplissant une fonction certainement importante, n'ont cependant atteint au point de vue morphologique que le minimum possible de différenciation. Ce ne sont en effet que de simples lacunes creusées dans la substance même du Protozoaire. Malgré cela, ces lacunes et notamment la vacuole contractile montrent dans leur forme et leur situation la plus grande fixité chez une espèce donnée, au point qu'elles peuvent servir de caractères taxinomiques. Aussi a-t-on pu difficilement se représenter que ce puissent être de simples espaces lacunaires et leur avait-on accordé une paroi propre, dont ces espaces sont cependant dépourvus. La fixité de la vacuole contractile résulte non pas en effet de sa limitation morphologique, mais de ce que les conditions mécaniques de sa formation se produisent toujours les mêmes dans une espèce donnée et dans des conditions déterminées de milieu.

Les fonctions de la vésicule pulsatile et du système qui est en relation avec lui sont sans doute tout à la fois respiratoires et excrétrices (Schmidt, Stein, Bütschli, Hæckel). Le liquide, introduit par diffusion à la surface

du corps, traverse le cytoplasme, lui transmet l'oxygène pendant son passage et se charge d'acide carbonique et de produits de désassimilation solubles ; puis il afflue dans la vacuole, qu'il distend et met en diastole. Puis, à la diastole succède la systole, qui expulse le liquide chargé des produits d'excrétion, soit que la vacuole pulsatile chasse le liquide dans de petites vésicules répandues dans le cytoplasme, qui sont comme la menue monnaie de la grosse (Claparède et Lachmann, Greeff, Pénard), soit que le liquide soit rejeté en dehors par un pore excréteur (Bütschli, Blochmann) dont on peut constater l'existence dans beaucoup d'espèces par le jet liquide qui en sort, soit qu'enfin il se répande dans un système compliqué de canaux que Balbiani et Fabre-Domergue ont décrit (fig. 197).

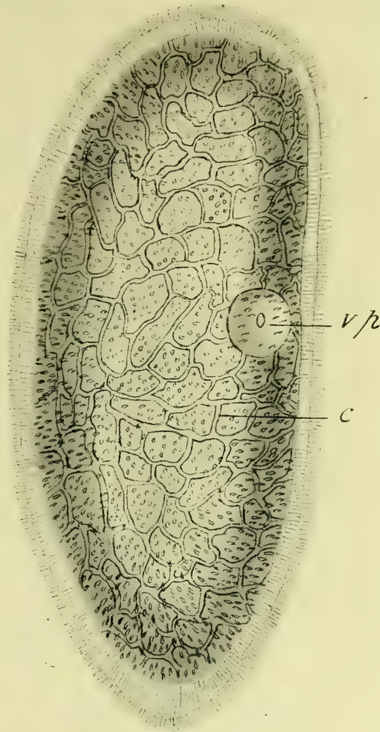


Fig. 197. — Cyrtostomum leucas (*Infusoire cilié*) *avec le système excréteur*.

vp, vésicule pulsatile.— *c*, système de canalicules. D'après Fabre-Domergue.

Il est bien entendu que la fonction respiratoire et excrétrice de la vésicule contractile et des canaux qui y débouchent peut être ramenée en dernière analyse à un mécanisme, ici comme partout et mieux même que partout ailleurs ; car l'organe est ici tellement dépendant vis-à-vis des conditions physico-mécaniques de la fonction, qu'il ne dure qu'autant que ces conditions elles-mêmes persistent. L'analyse physique du fonctionnement de la vésicule pulsatile a été faite par Fabre-Domergue et par Brandt. D'après ce dernier, dans les vacuoles est dissoute une substance qui détermine une forte diffusion de l'eau dans la vacuole, par suite la distension de la paroi de celle-ci, sa rupture et l'évacuation du liquide accumulé dans la vacuole.

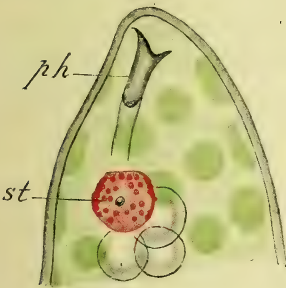


Fig. 198. — Euglena Ehrenbergii Kl.. *pour la tache pigmentaire*.

Extrémité antérieure, vue de côté. Pharynx *ph*. — Stigmate très volumineux *st*, montrant les grains pigmentaires et le corps cristallin central. D'après Franzé. × 650.

B. Organes de sensibilité. Taches pigmentaires. — On a voulu attribuer aux êtres unicellulaires tous les organes de sensibilité que possèdent les Métazoaires, système nerveux, organes visuel et auditif, par un sentiment trop généreux

d'anthropomorphisme plutôt que par une étude microscopique approfondie des dispositions morphologiques. Parmi les organes de sensibilité des Unicellulaires, les plus intéressants sont ceux qu'on a appelés *stigmates*, *taches oculaires* ou *pigmentaires* et dont on a fait des organes de vision. Les stigmates se trouvent chez les Infusoires Flagellates et les zoospores d'Algues, situés en général superficiellement, à l'extrémité antérieure du corps, près de la base du fouet. Ils apparaissent comme de petits points, dits oculiformes, de forme variable, mesurant en moyenne 5 μ, de couleur habituellement rouge (voir fig. 163). A un grossissement plus fort (fig. 198), on voit qu'ils ne sont pas homogènes, comme on le sait depuis longtemps, et comme les recherches de plusieurs auteurs (Kunstler, Bütschli, Franzé, entre autres) l'ont montré. Ils se composent essentiellement d'une substance plasmique, réticulaire ou vacuolaire, dans les mailles de laquelle se trouvent des gouttelettes d'une substance huileuse, colorée, dite « hématochrome », à laquelle la tache pigmentaire doit sa couleur. On peut aussi y trouver un ou plusieurs corps réfringents, corps cristalliniens, corps lenticulaires, formés d'une substance amylacée appelée « paramylon », qui est une matière de réserve.

Quant à la signification physiologique des stigmates, les uns comme Stein, Klebs, se refusent à y voir un organe oculaire véritable ; les autres, tels que Kunstler et Pouchet, en ont fait un véritable organe visuel, pourvu même de toutes les parties constitutives d'un œil ordinaire. La manière de voir de Franzé, intermédiaire aux deux précédentes, paraît la plus acceptable ; d'après cet auteur, la pigmentation du stigmate rend certainement ce point du corps de l'Unicellulaire plus favorable que tout autre à la réception des rayons lumineux et calorifiques ; l'expérimentation montre d'ailleurs que l'animal a sinon la sensation de la forme des objets, du moins celle de la lumière et de l'obscurité, et aussi de la chaleur (Engelmann, Franzé).

C. **Organes digestifs des Protozoaires.** — On a décrit chez les Protozoaires, et notamment chez les Infusoires ciliés, toute une série d'organes digestifs, bouche, pharynx, estomac, anus. Ce ne sont là d'ailleurs que des invaginations du corps de la cellule, avec toutes ses couches constitutives. Ces divers organes sont plus ou moins parfaitement figurés. Souvent la bouche et l'anus ne sont que des lieux d'élection pour l'entrée et la sortie du bol alimentaire et du bol fécal. Le tube digestif à son tour n'est formé que par une série de vacuoles creusées autour de la particule alimentaire lors de son cheminement à travers l'endoplasma (Fabre-Domergue).

Chez une Paramécie, prise comme exemple (fig. 199), la bouche, qui est ventrale, est suivie d'une invagination de l'ectoplasme, dite œsophage, qui s'ouvre dans l'endoplasme par son extrémité inférieure. Les particules alimentaires qui ont pénétré dans le canal œsophagien s'enfoncent dans l'endoplasme, s'y creusent une vacuole, qui, entraînée par le mouvement de cyclose qui parcourt l'endoplasme, chemine vers l'extrémité postérieure du corps, tandis qu'une nouvelle vacuole se forme au fond du tube œsophagien autour d'un nouveau bol alimentaire.

Article 6. — SYMBIOTES ET PARASITES DE LA CELLULE.

Les cellules des animaux, aussi bien que celles des plantes, hébergent souvent dans leur corps protoplasmique et même dans leur noyau d'autres cellules qui y vivent en parasites ou en commensaux, ou même réalisent avec la cellule-hôte une véritable union symbiotique. Il n'est pas dans le plan de cet ouvrage d'examiner en détail les caractères morphologiques de ces innombrables espèces d'êtres intracellulaires, et moins encore d'en étudier la biologie. Quelques exemples suffiront pour représenter ce chapitre si spécial.

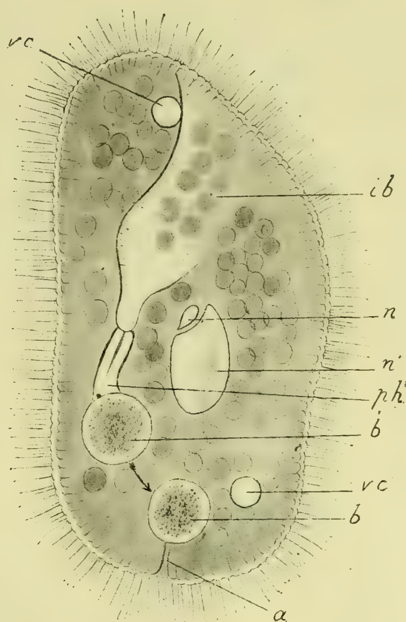


Fig. 199. — *Paramœcium bursaria.*

b, infundibulum buccal. — *ph*, pharynx ou œsophage. — *b*, bols alimentaires (la flèche indique le sens de leur mouvement à travers l'endoplasme). — *a*, anus. — *vc*, vacuoles contractiles. — *n*, micronucléus. — *n'*, macronucléus. × 250. D'après Claparède et Lachmann.

A. **Exemples de symbiotes.** — Les êtres intracellulaires, qui vivent en symbiose avec la cellule-hôte, sont des Bactéries, des Algues unicellulaires, des Champignons.

Le Bacille radicicole ou *Rhizobium* des Légumineuses est un microorganisme qui vit dans les cellules des nodosités qu'on trouve sur les radicelles de ces plantes et qui les caractérisent. Il est capable d'assimiler l'azote libre de l'air au profit de la plante symbiote ; et, en effet, on sait depuis longtemps que les Légumineuses fourragères sont des plantes « améliorantes », qu'elles enrichissent le sol en principes azotés qu'elles ont emmagasinés, grâce à l'intervention bienfaisante de leur Bacille radicicole. Le parenchyme des cellules des nodosités radicellaires renferme, mêlés au protoplasma, de nombreux corpuscules en forme d'U ou d'Y, en telle abondance parfois que le noyau peut en être masqué. Ces corps, qu'on avait pris d'abord pour des matériaux de réserve fabriqués par la cellule de la plante-hôte, sont bien des êtres étrangers à cette plante, car on peut les cultiver ; on peut aussi les inoculer à une plante qui en était d'abord dépourvue, et, dans ce cas, on a réussi à suivre toutes les phases de leur pénétration dans la cellule. Ces observations ont montré qu'il s'agissait, non pas d'une Bactériacée véritable, mais plutôt d'un être intermédiaire entre les Champignons et les Bactéries. On a vu aussi que la nodosité, c'est-à-dire l'épaississement de la radicelle, est due à l'excitation nutritive produite dans les cellules de la Légumineuse par l'être symbiote.

Il a déjà été question de la symbiose d'Algues unicellulaires et de cel-

lules animales, à propos de la question de la chlorophylle animale. On a vu que des Protozoaires (Stentors, Difflugies, par exemple), des cellules d'animaux plus élevés, telles que celles de l'entoderme de l'Hydre verte, renferment des corpuscules verts de 3 à 10 μ de diamètre que l'on avait cru d'abord être des chloroplastes de la cellule animale et qui sont en réalité des Algues unicellulaires dites *zoochlorelles* ou *zooxanthelles*, selon leur coloration (fig. 200). Ces corpuscules sont en effet pourvus d'une membrane cellulosique et d'un noyau, ainsi que de pyrénoïdes entourés de grains amylacés; d'ailleurs, on peut les cultiver et suivre leur multiplication. Bien que certains auteurs (DANGEARD par exemple) ne croient pas qu'il s'agisse ici de symbiose, on admet généralement qu'il y a une association zoophytique, dans laquelle la plante fournit à la cellule animale de l'oxygène, tandis qu'elle en reçoit des aliments.

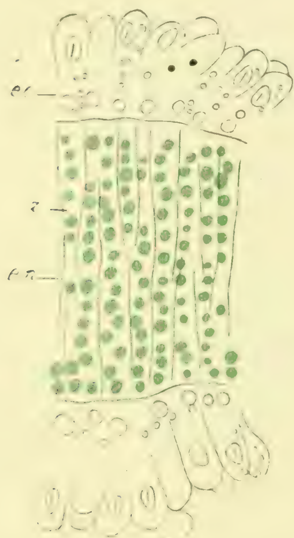


FIG. 200. — *Portion d'un tentacule d'Hydra viridis L., avec zoochlorelles.*
z, zoochlorelles. — *ec*, ectoderme. — *en*, entoderme. Etat frais. × 125

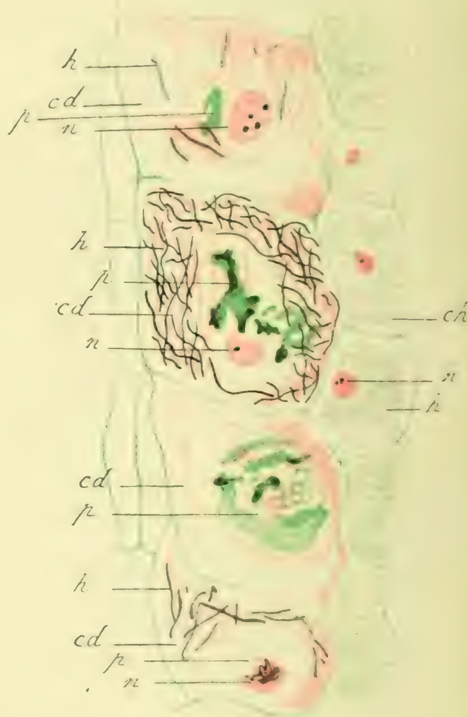


FIG. 201. — *Cellule du parenchyme cortical de la racine de Listera ovata, avec mycorhizes.*
ch, rangée des « cellules hospitalières du champignon ». *h*, hyphes des mycorhizes ; *n*, noyau de la cellule hospitalière. — *cd*, « cellules digestives » avec différents stades de l'involution du champignon, qu'elles digèrent et font disparaître ; *h*, les hyphes : *n*, les noyaux des cellules digestives ; *p*, les pelotes ou amas caractéristiques de ces cellules. × 250.

On appelle « mycorhizes » (FRANCK) des complexes formés par des racines de plantes supérieures, d'Orchidées, d'arbres forestiers d'une part, et par des filaments mycéliens de Champignons d'autre part, les deux formations étant unies symbiotiquement. Si l'on fait une coupe de la racine d'une Orchidée, telle que *Listera ovata* (fig. 201), on voit que l'association des deux symbiotes est beaucoup plus étroite qu'on ne l'aurait cru tout d'abord. Car non seulement, comme on le distinguait à l'œil nu, le mycélium revêt

plus ou moins complètement la racine de la plante, mais encore les hyphes du mycélium pénètrent dans son intérieur et dans ses cellules constitutives elles-mêmes. Un grand nombre de cellules radicales, poils ou éléments parenchymenteux, renferment des filaments mycéliens et des spores du Champignon.

B. Exemples de parasites. — Choisissant maintenant dans l'interminable liste des parasites intracellulaires, nous mentionnerons en première ligne les Chytridinées, qui sont les vrais parasites intracellulaires des végétaux, passant à l'intérieur des cellules végétales la plus grande partie de leur existence. Les Chytridinées habitent le plus ordinairement des Algues telles que des Conferves; mais on en trouve aussi qui sont parasites de plantes terrestres, ou même d'animaux, comme le Plasmodiophore du Chou, qui vit dans les cellules de la racine du Chou et produit, par l'irritation due à sa présence, les tumeurs si fréquentes sur les racines de cette plante. D'autres végétaux, comme les Péronosporées, ne pénètrent pas tout entiers dans les cellules de la plante hospitalière, mais y enfoncent seulement des suçoirs ; c'est ce que font les *Exoascus*, comme celui du Pêcher, qui produit la cloque ou boursouflure de cet arbre, les *Peronospora*, si fréquents chez les végétaux (*Peronospora viticola*, agent du mildiou, *Cystopus candidus*, qui produit la rouille blanche des Crucifères, *Phytophtora infestans*, qui attaque la Pomme de terre, etc.).



FIG. 202. — *Parasite de la fièvre tropicale* (Plasmodium præcox = Laverania malariæ GRASSI et FELETTI.

g, globule sanguin. — *p*, parasite × 1000. D'après THAYER et HEWETSON.



FIG. 203. — Barrouxia caudata, *Coccidie parasite des cellules intestinales du* Lithobius MARTINI.

p, *p*, deux parasites dans une même cellule-hôte. — *n*, noyau de cette cellule. × 1000. D'après une préparation de LÉGER.

Les cellules animales sont parasitées par des Bactéries et par des Sporozoaires. Des amibocytes peuvent aussi y pénétrer.

Laissant de côté les parasites intracellulaires bactériens et analogues, les cas de parasitisme dus à des Sporozoaires sont encore si nombreux et si variés qu'ils défient toute description raisonnée.

Il y a d'abord à faire une classification purement zoologique, suivant le groupe de Sporozoaires auquel on a affaire. On distinguera : 1° les *Hémosporidies* ou Hématozoaires endoglobulaires, qui sont contenus pendant un certain temps de leur évolution dans les globules rouges du sang et parmi lesquels il faut citer les parasites de la malaria (g. *Plasmodium* ou *Laverania*), l'*Hæmogregarina* (*Drepanidium*) *ranarum*, qui habite les globules rouges de la Grenouille (fig. 202) ; 2° les *Coccidies*, qui vivent dans les cellules les plus variées, à l'intérieur desquelles elles passent toute leur exis-tence (g. *Coccidium*, *Barrouxia*, *Klossia*, *Eimeria*, etc.) (fig. 203); 3° les *Grégarines*, qui ne vivent en parasites cellulaires que durant la première phase de leur évolution (soit alors intracellulaires, soit d'ordinaire fixées par leur extrémité antérieure à une cellule épithéliale de l'animal hospitalier) et qui achèvent leur vie à l'état libre (voir fig. 13); 4° les *Myxosporidies*, qui ne font que s'implanter sur les cellules épithéliales de l'hôte et ne sont pas des parasites intracellulaires (voir fig. 128); 5° les *Microsporidies*, représentées par le *Nosema bombycis*, agent de la maladie du Ver à soie; 6° les *Sarcosporidies* (g. *Balbiania*, *Miescheria*) (fig. 204), qui se développent à l'intérieur de fibres musculaires, y forment de grands boyaux pleins de spores (tubes de Miescher) et sont ainsi strictement intracellulaires.

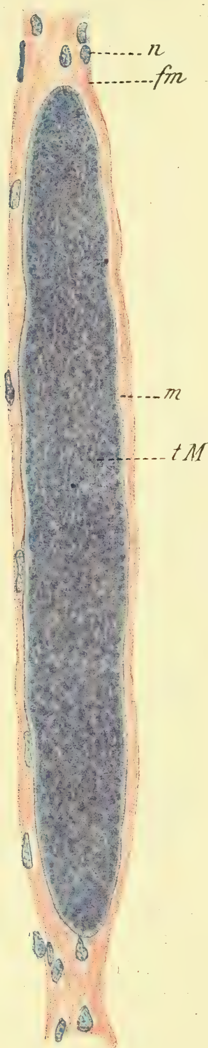


Fig. 204. — *Sarcosporidie (tube de* Miescher) *dans une fibre musculaire des muscles de l'œil du Mouton.*

fm, fibre musculaire, réduite autour du parasite à une mince bordure. — *n*, ses noyaux. — *tM*, tube de Miescher. — *m*, sa membrane. × 250.

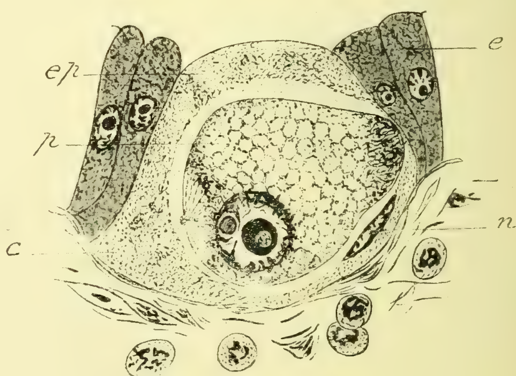


Fig. 205. — *Monocystis Ascidiæ* R. Lankester.

Coupe d'une partie de l'intestin de *Ciona intestinalis* (une Ascidie).— *e*, cellules épithéliales ordinaires. — *ep*, cellule épithéliale parasite, très hypertrophiée.— *p*, parasite (*Monocystis*).— *c*, cytoplasme de la cellule-hôte.—*n*, son noyau, déjà atrophié. × 750. D'après Siedlecki.

On peut classer ces parasites intracellulaires à un autre point de vue, qui n'a du reste qu'une valeur cytologique. Les uns en effet (et c'est le plus

grand nombre) habitent le cytoplasma de la cellule-hôte; quelques-uns sont enfermés dans le noyau ; cet habitat n'est cependant jamais strictement nécessaire. Le *Karyophagus Salamandræ* (Steinhaus) est un exemple classique de parasite intranucléaire ; il se trouve dans les cellules épithéliales de la Salamandre commune et accomplit à l'intérieur de leur noyau les diverses phases de son existence.

L'histologiste devra être prévenu de la précocité fréquente de tous ces parasites dans le cytoplasme et dans le noyau, et éviter de les prendre pour des productions normales de la cellule elle-même.

Une question cytologique intéressante se pose au sujet des parasites intracellulaires. C'est celle des effets du parasitisme sur la cellule hospitalière. Le parasitisme exerce-t-il véritablement une influence fâcheuse sur la cellule hospitalière, et, s'il en est ainsi, quels sont les effets observés ? La question n'a pas encore été complètement examinée et mériterait véritablement de l'être. On n'a sur ce sujet que des données particulièrement contradictoires. Il est à supposer que la cellule parasite exerce dans le plus grand nombre des cas une action destructive sur la cellule qui l'héberge, et c'est d'ailleurs la constatation de cette action destructive qui, seule, autorise à parler de parasitisme. Cependant la plupart des auteurs n'ont constaté aucune modification appréciable de la cellule parasitée, sinon sa distension mécanique de plus en plus grande sous l'action du parasite grandissant. Ce n'est que dans certains cas que des modifications ont été observées par Laveran et Mesnil, Léger et Duboscq et par Siedlecki ; ils ont noté l'hypertrophie du noyau et du cytoplasme de la cellule parasitée, puis leur atrophie, que Siedlecki a attribuées à l'excitation fonctionnelle due à la présence du parasite et à l'action chimique des substances produite par lui (fig. 205).

LIVRE III

CARACTÈRES ÉNERGÉTIQUES ET MATÉRIELS DE LA CELLULE

Les deux premiers Livres de cet ouvrage ont été consacrés au tableau descriptif de la cellule en général et des parties principales que l'on peut rencontrer dans la structure du plus grand nombre des cellules. Avant d'entreprendre l'étude particulière des principales espèces cellulaires différenciées en vue d'une fonction spéciale, il est bon de savoir ce que sont, d'une manière générale, les fonctions de la cellule, quelles sont les substances qui servent de substratum à l'activité cellulaire et quels sont les modes d'énergie mis en jeu par cette activité.

Il importe de bien se persuader que la recherche de la nature des caractères substantiels ou énergétiques des cellules n'est point téméraire. Sans doute la science n'a pas réussi encore à reconstruire dans ses moindres détails le schéma mécanique de la structure et du fonctionnement d'une cellule; le jour où cette œuvre serait accomplie, la science serait achevée, et l'espoir des savants est que la science ne s'achèvera jamais. L'explication *complète* de la cellule vivante exigerait la connaissance adéquate des phénomènes physiques de tout ordre, notamment de ceux que l'on range sous le nom de « physique moléculaire » et dont nous savons si peu de chose. Elle exigerait la certitude sur la constitution chimique des protéides, alors que nous possédons à peine sur ce point quelques indices provisoires. Il faudrait en somme, pour expliquer complètement la cellule, un état d'avancement des sciences physiques qui n'est point celui de notre siècle.

Mais un fait s'impose à l'attention : toutes les fois que les sciences physiques ont accompli une conquête nouvelle, et que la physiologie a tenté, avec esprit d'indépendance et quelque longueur de vues, d'appliquer les notions nouvelles à l'explication des phénomènes vitaux, elle a fait à son tour quelques pas en avant. Jamais rien de contradictoire entre ces phénomènes vitaux et les lois physico-chimiques de la matière dite brute n'a pu

être relevé par un observateur de sens critique et de bonne foi ; au contraire, plus la physique et la physiologie approfondissent l'étude de leurs domaines respectifs, plus ces domaines se rapprochent et se confondent.

Cet espoir de ramener la vie à un simple système de molécules chimiques dans des conditions physiques déterminées n'est point né de nos jours. Il a hanté l'esprit des grands chercheurs, de ceux qui ont fait faire à la science des progrès décisifs. On en pourrait citer maint exemple ; on nous permettra de rappeler quelques paroles prophétiques de DUTROCHET, l'inventeur de l'osmose, dont on verra le grand rôle dans la vie de la cellule. Dès 1837, dans un avant-propos à son *Recueil des Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, bien avant que la cytologie fût née, alors que la chimie physiologique ne se doutait pas encore du précieux secours qu'allait lui apporter la synthèse organique, DUTROCHET écrivait :

« Si les phénomènes du mouvement vital ne sont point tous explicables aujourd'hui par le moyen des phénomènes physiques, c'est que ces derniers ne sont pas tous connus... Dans diverses circonstances, j'ai vu les lois de la physique générale présider à l'exercice des phénomènes physiologiques de la vie. Ces premiers essais de l'application des phénomènes physiques à l'explication des phénomènes physiologiques tendent à faire disparaître le *mysticisme* (1) que les physiologistes *vitalistes* ont introduit dans la physiologie. L'époque n'est pas éloignée, je l'espère, où l'on verra substituer à ces causes occultes et mystiques, à l'aide desquelles on explique les phénomènes vitaux, l'exposition des lois physiques auxquelles ils sont dus. On ne dira plus que les organes *appellent* les liquides ; qu'ils *choisissent* pour se nourrir ou pour les absorber les substances *qui leur conviennent* ; toutes ces *psychomorphies* disparaîtront devant les faits qui ramèneront sous l'empire des lois physiques les phénomènes physiologiques que l'on a voulu leur soustraire... Une science nouvelle, *la physiologie générale*, naîtra, je l'espère, un jour, de ces premiers essais. »

Le vœu de DUTROCHET est aujourd'hui réalisé : la physiologie générale est née, et comme l'a fort bien dit VERWORN, la physiologie générale ne saurait être qu'une physiologie cellulaire. La cellule est en effet la seule unité commune que l'on rencontre partout dans le monde vivant, aussi bien chez les Protozoaires les plus simples que chez les arbres de nos forêts ou chez les oiseaux qui y voltigent. Le fonctionnement d'un ensemble n'étant que l'intégration des fonctionnements individuels de toutes ses parties, c'est l'étude de la cellule qui donnera la clef des phénomènes de la vie.

Mais s'il est vrai que la physiologie générale ne saurait être qu'une physiologie cellulaire, nous ajouterons qu'elle ne peut être qu'une physiologie physique. Le tableau du fonctionnement d'une cellule ne doit être fait que de molécules chimiques et de phénomènes physiques. Il est même intéressant de remarquer que sur beaucoup de points les deux anciennes branches de la science expérimentale, la physique et la chimie, se confondent à tel point que l'étude de toute une série de phénomènes porte couramment

(1) Tous les mots soulignés ici le sont déjà dans le texte même de DUTROCHET (1837).

le nom de « chimie physique », et ce sont précisément ces phénomènes qui règlent en première ligne la vie de la cellule. La théorie des solutions, la pression osmotique, les phénomènes capillaires, électro-capillaires, les vitesses de réaction, les équilibres chimiques, les réactions catalytiques, l'électrochimie, la théorie des ions : voilà les bases sur lesquelles on doit fonder l'étude moderne de la cellule, et nous pouvons sans paradoxe affirmer que la cytologie ne sera plus quelque jour que de la chimie physique.

C'est précisément cette physiologie cellulaire qui fait l'objet du Livre III de cet ouvrage. Nous nous efforcerons de ne jamais perdre de vue le point de départ que nous venons d'indiquer. Nous éviterons soigneusement, autant qu'il sera en notre pouvoir, de tomber dans l'« erreur anthropomorphique », ainsi que s'exprime Le Dantec, et d'attribuer aux actes de la cellule de mystiques raisons volontaires et téléologiques, alors qu'ils sont tout aussi simplement déterminés que la précipitation du baryum par l'acide sulfurique. L'erreur vitaliste, anthropomorphique et téléologique, résidu des superstitions préhistoriques, est malheureusement si bien enracinée dans le langage reçu de nos pères, que quelquefois peut-être l'expression trahira notre pensée et laissera place à quelque ambiguïté. Le lecteur voudra bien se rappeler les principes dont nous sommes parti, et ne point nous tenir rigueur d'une incorrection fortuite de langage dont une évolution générale des esprits arrivera seule, à la longue, à débarrasser la science.

Pour parvenir à une conception physique de la vie, il faut savoir ce qu'est la cellule au point de vue de la matière qui la forme et de l'énergie dont elle a la disposition. Mais la façon même de poser cette question empêche de la résoudre, et il serait très embarrassant de dire ce qu'est la cellule. Car la cellule vivante n'est jamais semblable à elle-même et se distingue précisément par son inconstance. La seule différence que l'on ait jamais pu trouver entre la matière « vivante », dont la fabrication nous échappe actuellement, et la matière « brute », c'est que la première est un système chimique extrêmement complexe relativement aux systèmes que nous savons réaliser au laboratoire. La complexité même de ce système vivant, et la multiplicité de ses fonctions, lui enlèvent toute stabilité ; le système est constamment en mouvement, en réaction. Une cellule vivante qui cesserait de changer ne serait plus vivante, elle aurait perdu sa propriété caractéristique, elle serait « morte ».

Il est donc impossible d'attribuer à la cellule une composition chimique fixe, une structure physique immuable. Mais il est cependant une certaine moyenne autour de laquelle oscillent les variations de la cellule, sans qu'elles puissent dépasser certaines limites au delà desquelles l'équilibre dynamique du système serait irrémédiablement compromis. C'est cette moyenne purement idéale que nous décrirons dans la première partie de ce Livre, consacrée à l'état moyen de la cellule.

Nous envisagerons d'abord les qualités chimiques des corps qui constituent les diverses cellules, les substances cellulaires, ou, pour employer un terme collectif mais non identificateur, *la substance cellulaire*. Cette substance se dispose nécessairement dans l'espace suivant un certain arrangement qui détermine *la forme cellulaire*, considérée toujours dans un état

idéal de repos. Enfin, la nature des molécules et leurs relations dans l'espace règlent le travail qu'elles pourront accomplir, *l'énergie cellulaire.* Il est évident que ces trois divisions sont introduites dans un but purement didactique, et que la substance cellulaire une fois déterminée, la forme de la cellule et l'énergie dont elle dispose le sont aussi.

Dans une deuxième partie, nous examinerons les variations de la cellule autour de son type moyen, en prenant successivement les *variations de la substance cellulaire*, les *variations de la forme cellulaire* et les *variations de l'énergie cellulaire.* Mais on n'oubliera pas que, ici encore, ces phénomènes sont intimement liés les uns aux autres, et que les six articles de ce Livre sont seulement plusieurs points de vue successifs desquels on peut considérer un système parfaitement défini.

CHAPITRE PREMIER

Type d'équilibre moyen de la cellule.

Article premier. — LA SUBSTANCE CELLULAIRE.

1° L'ÉTUDE CHIMIQUE DE LA CELLULE : SON BUT ET SES DIFFICULTÉS

L'étude de la substance cellulaire, du substratum des phénomènes vitaux, ne va pas sans se heurter à de très sérieuses difficultés. Il est très difficile en effet de se procurer des cellules à l'état de pureté complète ou presque complète, et en nombre suffisant pour permettre quelques essais de recherche chimique. Les cellules sont presque toujours agglomérées en tissus de consistance ferme, d'où on ne peut les extraire mécaniquement, de telle sorte que les substances unissantes intercellulaires figurées, et même les liquides d'imprégnation, se présentent à l'analyse en même temps que les cellules et d'une manière inséparable. Bien plus, les tissus ne se rencontrent jamais à l'état pur, mais disposés en organes plus ou moins complexes résultant du mélange anatomique de plusieurs tissus : on trouve donc dans les organes les plus homogènes en apparence bien des parties étrangères au tissu principal, telles que vaisseaux, nerfs, lames conjonctives, etc.

Le chimiste n'a en résumé à sa disposition que des mélanges de cellules d'espèces variées, avec des matériaux alimentaires en voie d'élaboration, des produits de désassimilation en voie de rejet, et des matériaux de soutien extra-cellulaires. Aussi sa tâche est-elle fort compliquée, car ne pouvant se débarrasser des impuretés, il doit analyser le tissu en bloc, puis chercher par des considérations diverses à faire le départ des substances trouvées et à distinguer celles qui appartiennent réellement à la cellule, résolvant ainsi un système de plusieurs équations à plusieurs inconnues. On conçoit que les renseignements nécessaires pour établir le partage entre l'espèce cellulaire principale et tous les éléments accessoires laissent toujours beaucoup à désirer, et la recherche parvient rarement, sinon jamais, à établir autant d'équations qu'il y a d'inconnues à déterminer.

Si le problème est déjà très difficile dans le cas de tissus relativement homogènes, tels qu'un muscle strié ou une glande hépatique, il se complique en proportion de l'enchevêtrement de plus en plus intime des diverses

espèces cellulaires. On s'explique facilement l'état plus que rudimentaire de nos connaissances chimiques sur les cellules nerveuses du cerveau par exemple, si l'on songe que la substance dite grise n'offre aucune délimitation tranchée et qu'on y trouve toujours, à côté des corps cellulaires nerveux à étudier, toutes sortes d'accessoires, tubes à myéline, névroglie, etc.

Quelques espèces de cellules seulement peuvent se prêter un peu mieux aux investigations, et ce sont évidemment les cellules libres. Dans les organismes supérieurs, nous ne trouvons guère dans ces conditions, outre les globules rouges du sang, dont l'étude, chez les Mammifères surtout, ne peut guère nous renseigner sur la substance cellulaire en général, que les leucocytes ou les spermatozoïdes. Les leucocytes sont relativement faciles à obtenir purs en quantité appréciable, soit qu'on les trouve à l'état libre naturellement, comme dans le pus, soit qu'on les isole du thymus ou des glandes lymphatiques par des dissociations et des lévigations. On a obtenu facilement, par des procédés analogues, des spermatozoïdes en masse considérable, surtout en s'adressant à la laitance des Poissons.

Enfin, les organismes unicellulaires ou symplastiques devraient, semble-t-il, constituer un excellent matériel : Bactéries, Algues, Amibes, Infusoires, Myxomycètes, etc. Mais il faut remarquer que plus une même cellule est chargée de satisfaire à des fonctions variées, plus elle se complique et se surcharge d'organites secondaires, de sorte qu'il devient de plus en plus difficile de distinguer, comme nous le ferons plus loin, les constituants accessoires de ceux qui sont vraiment essentiels au protoplasma vivant.

Une autre cause d'erreur vient s'ajouter à la première. Le but de la recherche est évidemment de connaître les différentes substances qui entrent dans la composition du protoplasma vivant, au moment même où il est en plein fonctionnement. Or les procédés de la chimie ne permettent de s'attaquer qu'à des cellules « mortes », différant déjà de ce qu'elles étaient à l'état vivant. L'arrêt du fonctionnement doit produire des changements dans les substances, en créer de nouvelles aux dépens d'autres qui disparaissent, etc. Cela est fort vraisemblable si l'on songe qu'il faut bien qu'une cellule « morte » diffère en quelque chose de la même cellule « vivante », sans quoi on ne comprendrait pas ce passage de la vie à la mort.

L'expression chimique de la « mort » des cellules n'est pas seulement vraisemblable : elle a été constatée. Chacun sait avec quelle rapidité le glycogène par exemple disparaît de la cellule hépatique ou de la cellule musculaire pour s'hydrolyser en glucose, dont le dédoublement peut fournir à son tour de l'acide lactique. Et certaines observations permettent de penser que même les matières protéiques de la cellule morte ne sont plus tout à fait celles de la cellule vivante : ce sont des isomères ou des corps relativement peu modifiés, mais modifiés. L'analyse chimique directe ne représente donc pas, en supposant qu'elle soit exacte et complète, la composition de la cellule vivante : ici encore il faut un effort d'interprétation du chercheur pour conclure de ce qui est à ce qui devait être précédemment.

Il est même extrêmement probable que les manipulations nécessaires à l'extraction et à l'étude des composants cellulaires les transforment encore, et vraisemblablement les dédoublent; les véritables molécules de la cellule doivent être plus volumineuses et plus complexes que celles dont les réactifs

nous révèlent la présence, et qui n'en sont déjà sans doute que des fragments.

Supposons enfin toutes ces difficultés vaincues : supposons qu'on puisse analyser avec rigueur chaque cellule et connaître exactement tous les corps qu'elle renfermait au moment de sa pleine activité : aurons-nous par cela la connaissance adéquate de la substance cellulaire ? Pas encore. On sait que, par suite de la différenciation plus ou moins avancée qu'elles éprouvent au point de vue physiologique comme au point de vue morphologique, les cellules s'écartent de plus en plus d'une composition chimique moyenne, l'une se chargeant de graisse, une autre d'hémoglobine, une troisième de chlorophylle, d'autres enfin mettant en réserve du glycogène ou de l'amidon. Les substances de l'organisme, apportées pêle-mêle sur une liste complète par l'analyse chimique, ont été déjà classées (Livre I) en six groupes : matériaux alimentaires, produits de désassimilation, réserves, constituants actifs à fonction étroitement spécialisée, matériaux de soutien, enfin constituants essentiels de tout protoplasma.

L'étude du dernier groupe seul sera faite ici ; les substances qui le composent sont relativement peu nombreuses. On vient de voir par suite de quelles difficultés nos connaissances sur ce point sont encore rudimentaires et laissent un vaste champ aux découvertes futures. Toutefois, la comparaison des espèces cellulaires les plus variées entre elles, et l'étude des cellules embryonnaires aussi peu différenciées chimiquement que morphologiquement, a permis de reconnaître certains corps trouvés partout, paraissant inséparables de toute matière vivante. Ce sont eux que Kossel a appelés *constituants primaires* de la cellule, par opposition aux *constituants secondaires*, que nous avons rangés dans les autres groupes.

2° LES CONSTITUANTS PRIMAIRES DE LA CELLULE

Les constituants primaires de la cellule sont : 1° l'eau et les corps minéraux ; 2° peut-être les glycogènes ; 3° les cholestérines ; 4° les lécithines ; 5° les protéides. Avant de les passer en revue, nous dirons quelques mots des éléments, au sens chimique du terme, c'est-à-dire des corps simples, nécessaires à la constitution de la matière vivante.

A. **Éléments chimiques de la substance cellulaire.** — S'il est déjà fort difficile de déterminer pour les groupes de substances organiques quels sont ceux dont la présence paraît constante dans la cellule et dont le rôle est celui de composants primaires, la chose devient presque impossible si l'on se borne à considérer les éléments, les corps simples de la chimie. La raison en est dans la complexité des protéides, qui sont, elles, sûrement nécessaires à la cellule, et qui peuvent fixer les éléments minéraux parfois les plus inattendus, tels que l'iode, l'arsenic, le bore, le manganèse, le cuivre, etc. On ne sait plus où classer les éléments : mieux vaut les énumérer tous ici.

Durant de longues années, on a cité couramment quatre éléments dans la matière vivante : le carbone, l'hydrogène, l'oxygène et l'azote. Depuis

longtemps, le soufre et le phosphore sont venus les rejoindre. Puis on a reconnu la présence constante du potassium, du magnésium, du calcium et du sodium, unis au chlore et souvent au fluor. Le fer est considéré également comme universellement répandu.

Mais ces éléments ne sont pas les seuls. L'iode existe dans certaines cellules des organismes supérieurs, et certains groupes d'êtres vivants, les Algues par exemple et les Spongiaires, l'accumulent en quantité notable. Il en est de même de l'arsenic. Le brome accompagne parfois l'iode. Le silicium forme une portion importante de certains squelettes, des valves des Diatomées, des téguments de beaucoup de plantes ; on trouve en des cas analogues le bore et l'aluminium. Le lithium existe chez beaucoup de végétaux, on le retrouve facilement dans leurs cendres, et certaines espèces accumulent aussi le rubidium et le cœsium. Le manganèse renforce le fer dans les substances oxydantes de l'organisme ; le cuivre remplace le fer dans les pigments respiratoires des Mollusques. Diverses plantes assimilent aussi le cuivre et trahissent par leur présence les gisements de ce métal, comme le font pour le zinc les plantes calaminaires, et comme la chose aurait lieu aussi pour les terrains nickelifères de la Nouvelle-Calédonie.

Où s'arrêtera-t-on dans cette énumération ? Peut-être les éléments que nous venons de citer existent-ils dans *toute* matière vivante, où leur quantité minime s'oppose seule à leur découverte. Peut-être en trouvera-t-on d'autres, c'est probable même : on ne conçoit guère pourquoi, par exemple, l'antimoine, le vanadium, le glucinium, le cadmium, le cobalt, le chrome, ne seraient point un jour signalés dans les êtres vivants. Seuls resteront en dehors du tableau des éléments « biochimiques » les métaux rebelles aux réactions, comme ceux de la famille du platine, ou ceux que leur extrême rareté place en dehors du champ d'action des cellules.

B. **Constituants minéraux de la substance cellulaire.** — Les éléments chimiques de la cellule sont la plupart du temps combinés en molécules carbonées, dites organiques ; les métaux eux-mêmes sont pour une bonne part liés aux molécules protéiques sous forme d'albuminates, nucléinates, etc. Mais il existe aussi dans la substance cellulaire de véritables sels minéraux. Les plus répandus sont ceux de potassium, le phosphate bipotassique surtout ; ensuite viennent quelques sels de magnésium et de calcium, et un peu de chlorure de sodium. Le fer ne paraît jamais être qu'à l'état organique. En ce qui concerne le phosphate de potassium lui-même, on ne sait s'il n'est pas un produit de désassimilation des corps organiques phosphorés, ou inversement un matériel destiné à leur synthèse. Aussi peut-on dire que les constituants minéraux n'ont qu'un rôle accessoire, bien qu'indispensable, dans la cellule vivante.

C. **Constituants organiques de la substance cellulaire.** — Les constituants organiques que l'analyse a révélés dans toutes les espèces de cellules étudiées appartiennent à trois groupes, à quatre peut-être. Ce sont : les glycogènes (?), les cholestérines, les lécithines et les protéides.

a) *Glycogènes.* — Les *glycogènes* sont des hydrates de carbone condensés, déshydratés et polymérisés, dont la molécule peut fournir inversement, par hydratation et dédoublement, des sucres véritables, du glucose en particulier, comme le font les amidons du règne végétal. En fait, les glycogènes

forment dans les organismes supérieurs une réserve très importante et sont la source à laquelle l'organisme puise le glucose au fur et à mesure de ses besoins. La cellule hépatique est très riche en glycogène, dont elle est le principal magasin ; la cellule musculaire en renferme une certaine quantité, lorsqu'elle ne l'a pas épuisée par des contractions réitérées. Il est bien vraisemblable que toutes les cellules renferment un peu de glycogène : les cellules embryonnaires le montrent sous forme de grains colorables en rouge acajou par l'iode. Les Protozoaires renferment aussi des grains de glycogène, à moins que ce corps ne soit remplacé, comme chez certains d'entre eux, par son isomère, le *paramylon*. Et même dans le cas où on ne voit pas nettement le glycogène sous forme de grains figurés, il est permis de croire qu'il en existe à l'état dissous ou diffus dans le protoplasma.

b) *Cholestérines*. — Les *cholestérines* sont aussi, comme les glycogènes, des composés ternaires, c'est-à-dire formés des trois seuls éléments carbone, hydrogène et oxygène. Ce sont, autant qu'on peut le croire, des alcools à noyaux aromatiques complexes, mais on n'a jamais réussi jusqu'à présent à établir leur constitution chimique. Aussi ne faut-il pas s'étonner qu'on ne se rende pas un compte bien exact de leur rôle dans les phénomènes de la vie, bien qu'on ait des raisons de penser qu'elles sont un des constituants primaires et constants de la cellule.

c) *Lécithines*. — Avec les *lécithines*, on rencontre des substances déjà beaucoup plus complexes, formées non seulement de carbone, d'hydrogène et d'oxygène, mais aussi d'azote et de phosphore. La structure moléculaire des lécithines a pour base la glycérine, alcool trivalent dont le rôle biologique est considérable, et qui entre en particulier dans la constitution des graisses. Les graisses ne nous intéressent ici que peu, car elles sont seulement des constituants secondaires de la cellule, et ne sont que surajoutées aux parties essentielles du protoplasma. Mais les lécithines ont certains caractères de ressemblance avec les graisses. Tandis que dans celles-ci, les trois fonctions alcooliques de la glycérine sont éthérifiées par des acides gras (acides palmitique, stéarique, oléique, butyrique, etc.), dans les lécithines, deux seulement des fonctions alcooliques de la glycérine sont éthérifiées par ces acides gras. La troisième est combinée à de l'acide phosphorique qui unit à cette fonction alcoolique l'une de ses fonctions acides, tandis qu'une autre fixe une base organique azotée du groupe de la choline,

Il y a toute une série de lécithines, différentes les unes des autres, non seulement par la nature des acides gras, mais aussi par l'espèce de la base azotée combinée au groupe phosphorique. Il y a des lécithines à choline, à névrine, à bétaïne, peut-être même des lécithines à muscarine dans certains Champignons. Quoi qu'il en soit, il est à peu près certain qu'aucune cellule n'est exempte de lécithines. Ce fait s'explique très aisément grâce aux relations des lécithines avec les protéides phosphorées, dont elles doivent être un stade de dédoublement normal, capable même de s'accumuler en quantité considérable dans certains cas pathologiques, tels que la dégénérescence grasse du foie, des muscles ou autres tissus.

d) *Matières protéiques*. — Mais les *matières protéiques* sont de beaucoup les constituants les plus importants de la cellule, tant par leur masse que par leur rôle prépondérant. Encore faut-il établir une distinction capitale.

Comme types des matières protéiques, on a l'habitude de citer des corps tels que l'albumine du blanc d'œuf, ou celle du sérum sanguin, dont l'étude ouvre classiquement celle des substances albuminoïdes. Si cette manière de faire peut avoir quelque raison d'être lorsqu'il s'agit simplement de prendre connaissance, d'une manière toute provisoire, des caractères chimiques du groupe protéique, elle devient une grave erreur lorsqu'on veut se rendre compte de ce que sont les matières constitutives des tissus. L'albumine de l'œuf n'est qu'un produit de réserve, tout à fait étranger au protoplasma, qui ne fait même pas partie de la cellule, puisqu'il lui est surajouté comme une simple enveloppe, au même titre que la coquille, et qui, au point de vue chimique, n'a que la composition relativement simple d'un aliment destiné à l'embryon. Aliments encore, les albumines et les globulines du sang circulant, transportées à travers l'organisme pour servir de matériel aux synthèses cellulaires. Bien qu'on ait décrit beaucoup de globulines comme faisant partie essentielle de diverses cellules, la chose n'est pas certaine, car les caractères de solubilité généralement invoqués pour cette dénomination de globulines, ne sont pas spéciaux et peuvent très bien appartenir en réalité à des corps plus complexes. D'ailleurs, les globulines entreraient-elles en réalité dans la composition du protoplasma, que ce serait seulement pour une faible part : les véritables substances cellulaires sont encore plus élevées en organisation : ce sont des protéides.

Les *protéides* représentent les corps les plus complexes dont la chimie ait reconnu l'existence. Ce sont des combinaisons d'albumines ou de globulines avec d'autres groupes moléculaires, parfois très spéciaux et très intéressants. Comme ces groupes caractéristiques des protéides peuvent fixer parfois plusieurs molécules albuminoïdes, on voit combien la complication des protéides peut devenir extrême.

Nous ne parlerons pas ici des protéides spéciales, remplissant une fonction très différenciée, et qu'on ne trouve pas dans la généralité des cellules. Nous faisons allusion à des substances telles que les hémoglobines du sang des Vertébrés, combinaisons de globulines avec des hématines ferrugineuses, ou aux hémocyanines, protéides cupriques des Mollusques, ou aux chondromucoïdes des cartilages, etc.

Les *glycoprotéides*, c'est-à-dire les substances capables de fournir, par un dédoublement très simple, des molécules albuminoïdes d'une part, et de l'autre des sucres ou des sucres aminés, sont très répandues dans les cellules. Les mucines, si abondantes dans les épithéliums, sont des glycoprotéides. Mais la constance de ces corps dans tout protoplasma n'est pas certaine.

Les véritables constituants de la matière vivante sont les protéides phosphorées, les *phosphoprotéides*. Lorsqu'il a été question, au Livre II, du noyau cellulaire, nous avons déjà attiré l'attention sur les nucléoprotéides et sur les phosphoprotéides en général. Rappelons que les protéides phosphorées sont des corps doués des réactions générales des matières protéiques, insolubles dans l'eau pure et dans les milieux acides, solubles dans les alcalis étendus, d'où ils sont reprécipités par les acides même faibles. Toutes renferment du phosphore, qu'on peut séparer à l'état d'acide phosphorique par l'hydrolyse au moyen des acides

étendus et chauds. Mais nous avons déjà signalé une distinction importante entre deux classes de phosphoprotéides, les unes contenant des molécules puriques, les autres n'en renfermant pas ; revenons-y en quelques mots.

La première classe des phosphoprotéides est celle des *nucléoprotéides ;* leur molécule est formée par l'union d'une molécule albuminoïde à caractère basique (protamine, histone, albumine, globuline) avec une molécule de *nucléine.* Une nucléine est formée à son tour par la combinaison d'une molécule albuminoïde basique (protamine, histone, globuline) avec un *acide nucléique.* Comparant ces protéides avec les sels neutres ou acides de la chimie minérale, on peut donc les considérer comme les sels à saturations successives d'acides bibasiques qui sont les acides nucléiques : les nucléines étant des nucléates acides, encore capables de fixer une molécule basique pour former les nucléoprotéides, ou nucléates neutres. Les acides nucléiques se dédoublent à leur tour en *bases puriques* d'une part (adénine, guanine) et en *acides thymiques*, lesquels comprennent à leur tour parmi leurs produits de décomposition de l'acide phosphorique H^3PO^4, des hydrates de carbone (glucoses et pentoses) et enfin des bases spéciales dérivées du noyau pyrimidique, telles que la thymine et l'uracile. Peut-être les acides thymiques sont-ils des glycérophosphates sucrés de bases pyrimidiques, comme les lécithines sont des glycérophosphates gras de bases névriniques.

Les phosphoprotéides de la deuxième classe ont été d'abord confondues avec les premières, et n'en ont été distinguées qu'après les travaux de Kossel et de ses élèves montrant qu'elles ne fournissent jamais de bases puriques. Hammarsten a proposé de leur réserver le nom de *nucléoalbumines*, qu'on appliquait d'abord indistinctement à toutes les phosphoprotéides alors découvertes ; elles sont formées, elles aussi, par l'union d'une molécule albuminoïde basique avec des complexes ressemblant aux nucléines, appelés par Kossel *paranucléines* et par Hammarsten *pseudonucléines.* Cette nomenclature est, d'après nous, fort défectueuse, et ne saurait servir qu'à perpétuer des confusions regrettables. Quelques auteurs, en effet, peu au courant de ces conventions, persistent à employer indistinctement les expressions de nucléoalbumines et de nucléines en parlant de protéides phosphorées quelconques ; s'ils n'ont pas expressément mentionné la présence ou l'absence des bases puriques, il est impossible de savoir exactement de quoi ces auteurs ont voulu parler.

Outre l'ambiguïté du terme « nucléoalbumine », on doit reconnaître qu'il serait difficile d'en trouver un plus mauvais. Les « nucléoalbumines » ne sont pas des albumines, et n'ont généralement rien à voir avec le nucléus. Ce ne sont pas des albumines, mais des protéides beaucoup plus complexes. Enfin, tandis que les nucléoprotéides paraissent constituer les noyaux, et peut-être certaines parties chromatiques du cytoplasme, les « nucléoalbumines », « vitellines », « caséines », doivent résider dans ce cytoplasme lui-même, dont elles seraient la caractéristique chimique. Dans ces conditions, il serait plus logique de les appeler « *cytoprotéides* » et de rejeter complètement l'ancien nom de nucléoalbumines.

Les *cytoprotéides* sont donc formées par l'union d'une molécule albuminoïde basique avec une « *cytéine* » acide (ainsi appelerons-nous les « pa-

ranucléines », « pseudonucléines », etc.). A leur tour, les cytéines résultent de la combinaison d'une deuxième molécule albuminoïde basique avec un acide, correspondant à l'acide nucléique, mais qui paraît être ici directement un acide analogue à l'acide thymique, c'est-à-dire un acide nucléique moins les bases puriques. Et cet acide thymique (ac. paranucléique de KOSSEL) paraît à son tour constitué comme celui des nucléoprotéides.

La constitution des phosphoprotéides peut donc être schématisée dans le tableau suivant, qui n'a certes pas la prétention d'être un moule uniforme et définitif où devront venir se ranger tous les matériaux cellulaires, mais simplement un type d'allure très générale et susceptible évidemment de modifications :

Phosphoprotéides (constituants caractéristiques de la matière vivante).

Nucléoprotéides (constituants du noyau).	**Cytoprotéides** (constituants du cytoplasme).
Protamines, histones, globulines. — **Nucléines.**	Protamines, histones globulines. — **Cytéines**
Nucléines : Protamines, histones, globulines. — **Acides nucléiques.**	**Cytéines** : Protamines, histones globulines. — (Pas de bases puriques.) — **Acides thymiques**
Acides nucléiques : **Bases puriques** (guanine, adénine). — **Acides thymiques**	
Acides thymiques : **Bases pyrimidiques** (thymine, uracile). — **Sucres** (hexoses, pentoses) — **Acide phosphorique.**	**Acides thymiques** : **Bases pyrimidiques** (thymine, uracile). — **Sucres** (hexoses, pentoses) — **Acide phosphorique**

La distinction entre les deux groupes de protéides phosphorées n'est pas, comme on pourrait le penser, une simple subtilité chimique. Elle possède une signification physiologique capitale. On s'accorde en effet à considérer aujourd'hui les nucléines vraies, les nucléines du noyau, comme la source de l'acide urique fabriqué par les animaux supérieurs (remplacé par la guanine chez beaucoup d'Invertébrés) ; tandis que les cytéines du cytoplasme, ne possédant pas dans leur molécule le groupement purique, ne sauraient fournir d'acide urique. En ce qui concerne l'urée, on n'est pas d'accord sur son mode de formation, mais l'une des théories, et non la moins vraisemblable, considère l'urée comme provenant à son tour de la molécule urique.

S'il en est bien ainsi, le noyau cellulaire apparaît comme l'unique facteur de la désassimilation azotée; et comme l'assimilation et la désassimilation sont étroitement liées, le noyau serait, grâce à ses nucléoprotéides, l'agent de toute la circulation de l'azote à travers les organismes. Bien entendu, les matériaux que remanie le noyau lui sont d'abord préparés par le cytoplasme, qui peut les amener à l'état de cytoprotéides phosphorées ; mais la dernière phase de la synthèse, aboutissant aux nucléoprotéides, n'est réalisée que dans le noyau. Le sommet de l'échelle de complication organique est alors atteint, et la matière ne peut plus, à partir de ce

moment, que se simplifier par une série de transformations qui ont encore leur point de départ dans le noyau.

L'étude chimique de la substance cellulaire concorde donc à merveille avec l'étude morphologique, pour aboutir à la conception générale du dualisme symbiotique des deux substances, nucléaire et cytoplasmique.

3° CARACTÈRES CHIMIQUES GÉNÉRAUX DE LA CELLULE

L'ensemble des matériaux de la substance cellulaire forme un système pourvu de fonctions chimiques très nombreuses, très variées, capables de réagir parfois les unes sur les autres et constamment sur les substances apportées par le milieu ambiant. Ce sont ces réactions incessantes qui constituent la « vie », et une cellule « vivante » est en perpétuel changement.

Elle conserve malgré tout une certaine constance dans sa composition moyenne, et en particulier dans la réaction électrochimique de son ensemble. La substance cellulaire est alcaline ; elle doit rester alcaline sous peine de troubles fort graves et même de destruction. Ce que nous avons dit de la précipitation des protéides phosphorées par les acides suffirait à faire comprendre les dangers de l'acidité pour la cellule.

La périphérie des cellules est souvent, il est vrai, baignée de sécrétions acides, mais l'intérieur reste alcalin : les acides émis par la surface proviennent souvent du dédoublement d'un corps neutre en acides éliminés et en alcalis que conserve la cellule ou qu'elle transmet à ses voisines. On sait, par exemple, que le chlorure de sodium est dédoublé dans les cellules de l'épithélium stomacal, et que la sécrétion de l'acide chlorhydrique dans la cavité gastrique s'accompagne d'une alcalinisation du sang.

La substance cellulaire est réductrice : ce fait, bien que longtemps nié et contraire aux théories autrefois régnantes, a été établi par toute la série des recherches dans lesquelles A. Gautier a étudié la désassimilation du protoplasma vivant. Cette décomposition commence par de simples dédoublements, qui se font, soit avec hydrolyse, soit même avec réduction, sans aucune intervention de l'oxygène, et aboutissent à de nombreux corps basiques, les ptomaïnes et les leucomaïnes de A. Gautier. C'est seulement à la périphérie de la cellule que ces corps subissent les oxydations qui avaient longtemps masqué la première phase, et peuvent en même temps prendre un caractère plus ou moins acide. Les phénomènes de réduction du protoplasma sont peut-être dus à l'action spéciale de diastases réductrices, comme les oxydations périphériques sont dues à des oxydases.

Le caractère réducteur du protoplasma peut être mis en évidence par son action sur une foule de corps, réduction des sels ferriques en sels ferreux, réduction d'un grand nombre de substances organiques. Les plus avantageuses sont les matières colorantes, dont la réduction fournit un leucodérivé incolore, reprenant sa couleur par l'action de l'oxygène. Ehrlich, après avoir injecté dans le sang des animaux du carmin d'indigo, du bleu de méthylène ou de céruléine, etc., trouve les vaisseaux bleus, mais

certains organes incolores, les reins par exemple ; en coupant ces organes et les exposant à l'air, ils deviennent bleus, preuve que leurs cellules avaient réduit la couleur et fixé le leucodérivé.

Article 2. — LA FORME CELLULAIRE.

1° LA TENSION SUPERFICIELLE DES FLUIDES : SON ROLE DANS LA STRUCTURE ET LA VIE CELLULAIRES

Après avoir étudié la nature chimique des divers matériaux dont l'assemblage constitue la substance cellulaire, il convient de se demander comment se comporte dans ses relations de position vis-à-vis du monde extérieur un tel assemblage ; en d'autres termes, il faut se demander quelle est la forme du système, quelle est la forme cellulaire, et quelles sont les lois physiques qui la déterminent. On se souviendra que cette expression « forme cellulaire » désigne d'une manière collective tout l'ensemble *des* formes cellulaires individuelles ; de même que le terme général de « substance cellulaire » renfermait dans sa compréhension toutes *les* substances cellulaires variées qui se rencontrent dans la nature.

Les formes cellulaires ne sont, bien entendu, que des conséquences directes, parfaitement déterminées par les lois de la matière, de la nature des substances cellulaires ; si nous pouvions connaître la composition chimique exacte d'une cellule et les constantes physiques des différentes espèces chimiques du système, nous pourrions aussi prévoir la forme que va prendre ce système dans un milieu donné. Les points de vue substantiel et formel sont en réalité inséparables, et les nécessités de l'exposition nous obligent seules à les traiter successivement.

Il est bien évident que le mode de groupement des molécules dans la cellule doit être une application simultanée de *toutes* les lois générales de la physique, et que *toutes* les influences exprimées par ces lois doivent intervenir pour régler la forme cellulaire. Mais les phénomènes physiques de divers ordres sont loin de se manifester tous dans la cellule avec une intensité également frappante ; parmi ceux dont les effets attirent avant tout l'attention, il n'en est point qui jouent un rôle comparable à celui des phénomènes capillaires.

Les phénomènes dits capillaires dérivent, comme on le sait, de l'attraction mutuelle des molécules à très petite distance. Si dans la vie journalière de notre organisme humain ils passent en général inaperçus, c'est que nous avons affaire dans la pratique courante à des objets trop grands, séparés par des distances tellement considérables que l'action individuelle des molécules ne peut plus s'y faire sentir.

Mais la cellule, en raison de sa petitesse même, est le terrain de prédilection où s'exercent les forces capillaires, parce que les attractions intermoléculaires ont ici une sphère d'action qui n'est plus négligeable par rapport au volume même du corps cellulaire.

On sait que, dans les corps solides, les positions mutuelles des molé-

cules sont assez stables et se modifient difficilement ; elles possèdent des liaisons relativement fermes, et les forces auxquelles elles sont soumises diffèrent peu à la surface ou dans l'intérieur même du corps. Mais à mesure que le « solide » prend une consistance de plus en plus mobile, pâteuse, visqueuse, fluide, pour arriver par une série de transitions graduelles à ce que l'on a coutume d'appeler un « liquide », on voit se révéler à la surface des phénomènes particuliers.

Alors que les molécules situées à l'intérieur même du liquide sont en relation de tous côtés avec leurs congénères et subissent, par suite, dans tous les sens une attraction à peu près égale, les molécules superficielles ne sont attirées par leurs congénères que dans une moitié environ de l'espace sphérique idéal dont elles sont le centre. Si les molécules de la substance étrangère en contact avec la surface du liquide ont pour les molécules de ce liquide une attraction inférieure à celle de ces dernières molécules entre elles, alors les molécules superficielles du liquide tendent à rentrer vers l'intérieur, la surface du contact tend à se faire aussi petite que possible. Tel est le cas d'une petite masse d'eau en contact avec l'air, d'une petite masse d'huile en suspension dans un liquide aqueux.

La surface de contact de plusieurs fluides est donc le siège d'une force particulière, d'une « *tension superficielle* », qui tend à rétracter cette surface absolument comme un ballon de caoutchouc gonflé se rétracte si on l'abandonne à lui-même, ou comme une bulle de savon soufflée à l'aide d'un chalumeau se rétracte et tend à rentrer dans l'extrémité du chalumeau, dès que cesse d'agir l'insufflation qui l'avait dilatée.

La tension superficielle, qui fait crever la bulle de savon qu'on vient à piquer, de même que la tension élastique rendrait béantes les lèvres d'une plaie faite par un coup de scalpel dans une bande de caoutchouc tendue cette tension détermine, lorsqu'il ne s'agit plus d'une lame mince, mais bien d'une petite masse homogène, d'une gouttelette de liquide, une pression dans toute la masse, qu'on appelle la *pression capillaire*, et dont la valeur peut devenir considérable.

La pression capillaire est en effet déterminée par un ensemble de conditions telles qu'il suffit pour l'exprimer d'une formule du type $P = A\left(\frac{1}{R} + \frac{1}{R'}\right)$, la formule de Laplace. R et R′ sont les deux rayons de courbure principaux de la surface au point considéré, A est une constante dont la valeur numérique dépend de la nature des fluides en contact, c'est-à-dire de leurs attractions moléculaires respectives. La pression capillaire, dans une goutte liquide en suspension au sein d'un autre fluide non miscible, dépend donc de deux facteurs : la viscosité du liquide et la petitesse de la goutte.

Ces deux conditions sont admirablement réalisées dans la cellule. Plus une matière liquide aura une constante capillaire élevée, par rapport au milieu où elle se trouve, plus elle sera, comme l'on dit, visqueuse, muqueuse, etc., et plus la pression capillaire sera élevée. C'est précisément le cas pour les protoplasmas, dont la consistance répond bien à celle d'un corps à constante capillaire élevée. L'autre condition est encore plus remarquable ; si, pour simplifier, nous prenons une goutte sphérique, où tous

les rayons de courbure sont les mêmes, la pression capillaire s'exprime par la relation $P = \frac{2A}{R}$, c'est-à-dire que la pression est inversement proportionnelle au rayon de la goutte. Si la surface est parfaitement plane, la pression capillaire est nulle ; si la surface est infiniment courbée, si la goutte est infiniment petite, la pression capillaire serait théoriquement infinie, autant du moins que l'expression des phénomènes physiques peut suivre l'analyse mathématique jusqu'aux cas les plus extrêmes de ses discussions.

Or, les cellules les plus petites que l'on connaisse, chez les Bactéries, n'ont plus que des fractions de millième de millimètre. Et pour les plus grosses même, si l'on en excepte le cas très particulier de certains œufs surchargés de réserves nutritives, c'est encore en millièmes de millimètre qu'il faut évaluer leurs dimensions.

Le simple phénomène de la pression capillaire, c'est-à-dire le fait que les molécules des fluides exercent les unes sur les autres une attraction sensible seulement à très petite distance, permet de concevoir des phénomènes très particuliers dans les portions limitées de la matière où ces attractions peuvent se faire sentir nettement. Le corps cellulaire, en raison même de l'exiguïté de ses dimensions, doit être un véritable monde spécial, un microcosme où entrent en jeu des forces nouvelles pour donner lieu à des phénomènes d'un type entièrement différent de ceux que nous voyons se produire autour de nous. Ce serait une erreur très grave que de transporter directement dans l'étude de la cellule vivante, et sans leur faire subir de corrections, les lois générales de la physique, que nous avons établies dans nos laboratoires avec des objets de grande dimension, et sur des distances auprès desquelles les espaces intermoléculaires perdent toute signification, ou les lois des réactions chimiques découvertes dans des conditions analogues. La connaissance des lois de ce que l'on a appelé la « physique moléculaire » sera de la plus grande importance pour l'étude de la cellule ; c'est par elle seule que pourra progresser la physiologie cellulaire, et l'application systématique, à la biologie, des phénomènes capillaires, marquera sans doute une des plus grandes conquêtes scientifiques de l'esprit humain.

L'influence des phénomènes capillaires se fait sentir en effet, comme on le verra plus loin, à la fois dans les échanges de matière, dans les changements de forme et dans les transformations d'énergie dont la cellule est le siège. On la trouve dans les échanges de matière, car outre le rôle de la tension superficielle qui sera montré plus loin dans la formation des vacuoles digestives du protoplasma, outre l'action certaine de la pression capillaire sur la pression osmotique et les transports de substance qui en dérivent, cette pression capillaire n'est pas sans effet sur la marche même des phénomènes chimiques qui constituent l'assimilation et la désassimilation de la cellule. On sait que, dans certains cas, la présence des corps poreux détermine des combinaisons ou autres réactions qui n'auraient pas lieu sans elle, probablement parce que les corps en présence trouvent dans les interstices extrêmement étroits des corps poreux des conditions mécaniques difficiles à réaliser par un autre dispositif expérimental. Peut-être même serait-il

possible d'attribuer à ces propriétés singulières des espaces capillaires un certain nombre d'actions « catalytiques » des métaux pulvérulents, telles que l'oxydation de l'acide sulfureux en acide sulfurique par l'amiante platinée ou l'hydrogénation des corps organiques par le nickel réduit, etc. Des réactions du même genre doivent se passer dans la cellule, et la tension superficielle intervient certainement dans les échanges protoplasmiques.

Son influence est plus évidente dans les changements de forme du corps cellulaire, et on verra plus loin comment cette forme est précisément déterminée par la répartition des valeurs de la constante capillaire aux différents points de la surface. Enfin, les transformations d'énergie mécanique, les

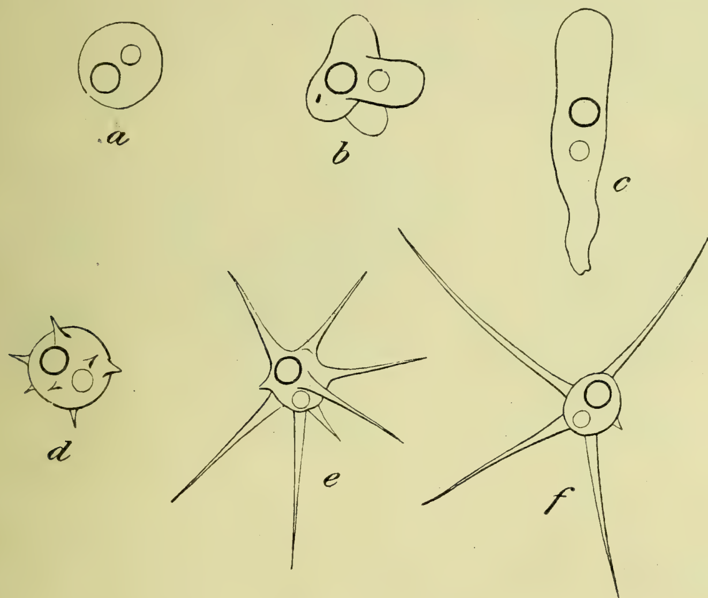


FIG. 206. — *Amæba limax.*

a, contractée. — *b*, émettant des pseudopodes (forme *proteus*). — *c*, rampant dans l'infusion de foin (forme *limax*). — *d*, *e*, *f*, après alcalinisation (forme *radiosa*). D'après VERWORN.

mouvements de la cellule, sont, au premier chef, explicables à l'aide des actions capillaires. Mais le mode mécanique n'est pas le seul mode énergétique qui relève des lois de la tension superficielle. La conception de la constante capillaire que nous avons donnée plus haut n'est pas exacte : ce terme ne dépend pas uniquement de la nature chimique des surfaces fluides en contact ; il varie aussi, dans une certaine mesure, avec le potentiel électrique et le potentiel thermique de ces surfaces. Une charge électrique modifie la tension capillaire et déforme par suite la surface ; inversement, une déformation artificielle de la surface crée une charge électrique. Il y a donc une réciprocité entre les variations électriques et les changements de forme d'une goutte liquide, à ce point qu'on a pu réaliser comme curiosité de laboratoire, à l'aide de légers tubes de verre étiré, de véritables petits moteurs électro-capillaires ; et parmi les hypothèses encore bien imparfaites que l'on a proposées pour expliquer la contraction musculaire, la théorie électro-capillaire est cependant l'une des plus satisfaisantes. Enfin, puisque

les tensions superficielles sont influencées par la température, il doit y avoir, bien que les ouvrages classiques n'en fassent point mention, des phénomènes thermo-capillaires comme il y a des phénomènes électro-capillaires ; et la cellule peut sans doute fonctionner comme moteur thermo-capillaire aussi bien que comme moteur électro-capillaire.

Toutes ces considérations seront invoquées dans un chapitre ultérieur, lorsqu'il s'agira d'expliquer par des causes simples, rationnelles et dépouillées de tout mysticisme suranné, les mouvements variés des unités cellulaires et leur exquise sensibilité. Il était bon d'en donner dès maintenant un aperçu, afin d'attirer l'attention du cytologiste sur un ordre de faits qui ne devrait jamais cesser d'être présent à son esprit comme la base fondamentale de ses investigations. Les phénomènes d'attraction moléculaire, phénomènes dits capillaires, se retrouvent à chaque pas dans l'étude de la cellule. Ce sont eux qui en déterminent la forme extérieure comme la structure

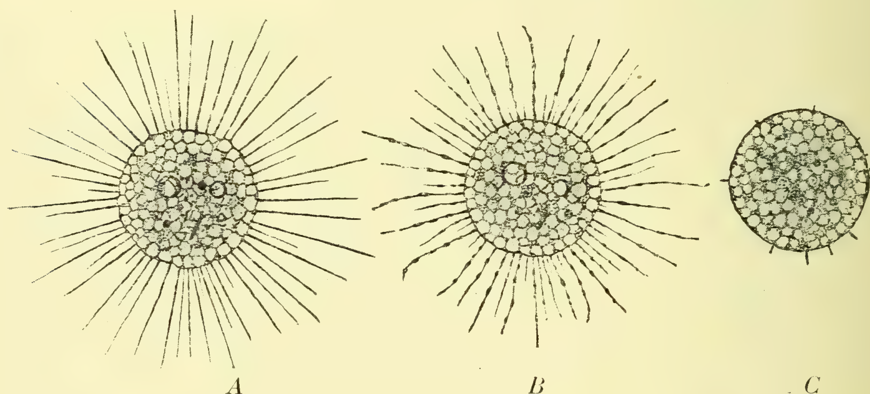


Fig. 207. — Actinosphœrium Eichhornii, *soumis à une forte excitation.*
A, avant l'excitation. — B, au début de l'excitation. — C, après un certain temps d'excitation (rétraction presque complète des pseudopodes). D'après Verworn.

interne, qui règlent les processus d'accroissement et de reproduction, qui président enfin aux mouvements par lesquels les cellules libres échappent aux zones dangereuses pour se porter vers les régions favorables, ou aux réflexes utiles à la vie coloniale des cellules fixées.

2° FORME EXTÉRIEURE DU CORPS CELLULAIRE ET DU NOYAU

A. **Forme du corps cytoplasmique.**— Parmi les questions qui ont été soulevées à propos de la notion générale du protoplasma, l'une des plus discutées a été la consistance même de ce protoplasma. Elle ne se pose plus aujourd'hui. Outre que la perpétuelle instabilité chimique de ce protoplasma et l'activité incessante de ses échanges ne sont guère compatibles avec l'état solide et supposent au contraire une substance très mobile, la forme même de la masse protoplasmique nous indique qu'il s'agit d'un fluide plus ou moins épais. Lorsque les molécules d'un corps contractent entre elles des liaisons permanentes pour former un solide, leur disposition peut être par-

fois quelconque, mais lorsqu'elles ont le temps d'obéir, malgré la résistance du milieu, aux forces qui les sollicitent (et c'est le cas d'un accroissement lent et graduel comme celui de la cellule), ces molécules prennent des orientations parallèles déterminées par les traits saillants de leur architecture. Le corps prend une structure cristalline et se limite par une surface polyédrique.

Rien de semblable ne se remarque dans une cellule, et celle-ci prend au contraire des formes très comparables à celles d'une goutte liquide. La forme d'équilibre d'une cellule libre est la sphère, forme caractéristique des fluides en suspension dans un milieu non miscible.

Il est vrai que la forme sphérique ne se rencontre que très rarement lorsqu'on examine une foule de cellules. Envisageons d'abord le cas d'une cellule libre, d'une Amibe, par exemple. Si l'on prend à la surface d'une infu-

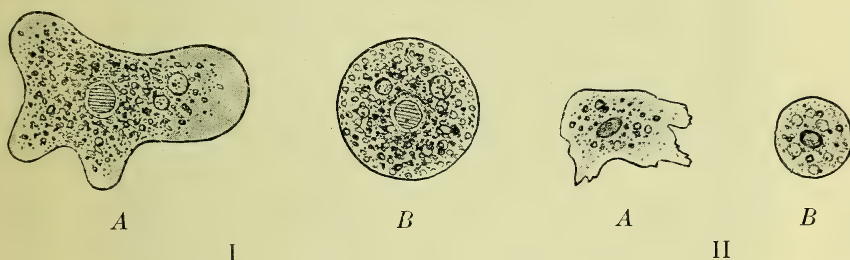


Fig. 208.
I, amibe : A, normale ; B, en nécrobiose — II, leucocyte : A, normal ; B, en nécrobiose.

sion de foin en putréfaction une parcelle de la pellicule irisée qui la recouvre, et qu'on porte la goutte sous le microscope, on y trouve une foule d'Amibes, qui sont d'abord contractées en boule (fig. 206, *a*), car chaque fois que la cellule est au repos et que l'activité de ses échanges est suspendue, la tension superficielle uniforme de sa surface tend à réduire au minimum cette surface, à lui donner la forme sphérique. Bientôt les phénomènes de paralysie résultant des secousses du transport disparaissent, les échanges reprennent ; la composition chimique du corps de l'Amibe, et celle du milieu également, varient constamment en chaque point par suite de ces échanges. Comme la tension superficielle varie en même temps que la nature chimique des substances, on voit aussitôt se produire une série de déformations, qui se traduisent par l'apparition de pseudopodes massifs (fig. 206, *b*) et par le mouvement amiboïde analogue à celui de l'*Amæba proteus*. Enfin, dès que les échanges sont régularisés, les Amibes prennent un aspect allongé, représentant si l'on veut un unique pseudopode, et continuent à ramper indéfiniment sous cette forme qui leur a fait donner le nom d'*Amæba limax*, et qui est la forme d'équilibre dynamique de l'Amibe en régime constant d'échanges dans l'infusion de foin (fig. 206, *c*).

Mais si l'on vient, comme l'a fait Verworn, à verser dans l'infusion quelques gouttes d'une solution de soude pour alcaliniser légèrement le milieu, on voit de nouveau les Amibes se contracter et reprendre la forme sphérique, parce que le changement chimique du milieu, en s'opposant

pour quelque temps aux échanges protoplasmiques, supprime les variations de la constante capillaire et ramène la forme d'équilibre. Au bout de 15 à 20 minutes, les Amibes commencent à rentrer en activité, à émettre des pseudopodes, mais cette fois les conditions des échanges sont telles qu'elles déterminent la formation de pseudopodes longs, minces et aigus, qui donnent à l'Amibe le facies tout particulier de l'*Amœba radiosa* et qui consti-

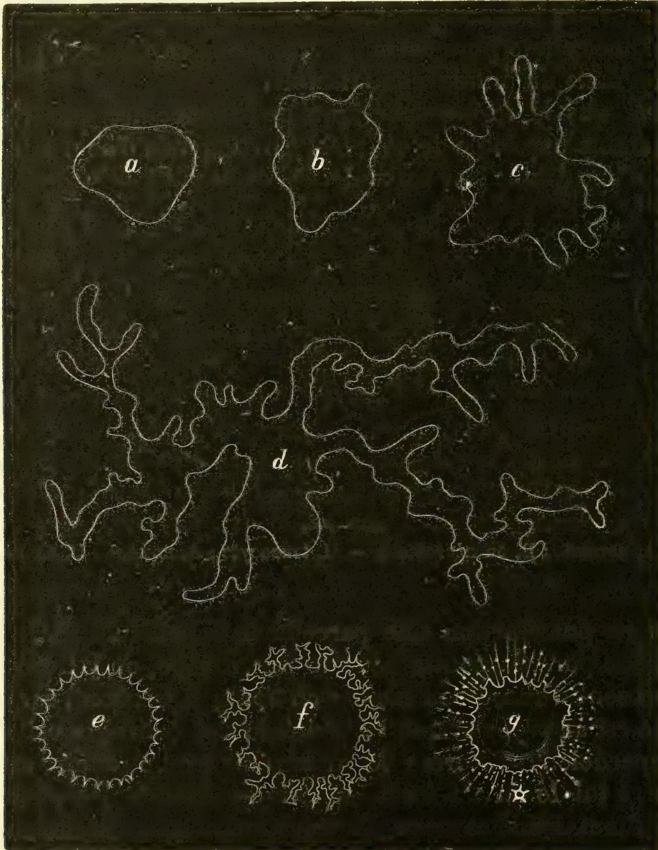


Fig. 209. — *Formes prises par une gouttelette d'huile dans un liquide alcalin.*

tuent la forme dynamique stable tant que le milieu reste alcalin (fig. 206, *d*, *e*, *f*). On pourrait difficilement souhaiter une expérience plus élégante pour montrer que la forme d'une cellule libre est sous la dépendance étroite des variations de la tension superficielle, elles-mêmes réglées par la composition chimique du milieu et les échanges de la cellule.

Ce sont donc les échanges, c'est la vie même de la cellule qui lui enlève la forme sphérique et rend relativement rare cet aspect que nous indiquions cependant comme caractéristique de la cellule à l'état statique. La sphère représente bien la forme d'*équilibre* des gouttes fluides, mais à la condition que celles-ci conservent une composition constante, ou tout au moins que les variations de composition soient simultanément les mêmes en tous les points de la surface, ce qui est loin d'être le cas pour la cellule.

Aussi la sphère n'est-elle pour la cellule qu'une forme de repos, de paralysie, de mort. On la trouve généralement dans les œufs qui ont momentanément suspendu leurs échanges et dont certains ont accumulé un matériel de réserve considérable, soustrait aux variations chimiques actuelles. On la rencontre aussi lorsqu'une excitation un peu forte a troublé les échanges normaux au point que l'activité cellulaire est momentanément suspendue : la cellule libre se met alors en boule ; on en a vu des exemples chez les

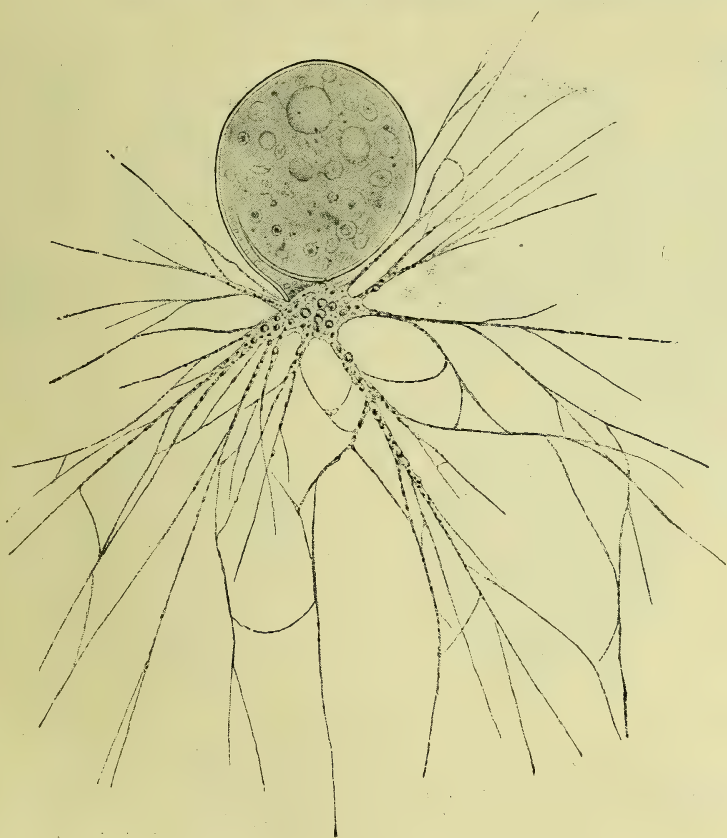


FIG. 210. — Lieberkühnia, *rhizopode d'eau douce à coquille, muni de longs pseudopodes anastomosés.* D'après VERWORN.

Amibes, on pourrait en citer une foule d'autres, tels que celui de l'*Actinosphœrium* (fig. 207).

Enfin la cellule tend à prendre la forme sphérique quand ses échanges sont viciés et ralentis irrémédiablement, quand la cellule s'achemine vers la mort, qu'elle est en nécrobiose. On en pourra juger en comparant les formes d'une Amibe et d'un leucocyte, à l'état normal d'une part, et d'autre part à l'état de nécrobiose (fig. 208).

Mais en dehors de ces cas spéciaux, où la cellule vivante cesse pour ainsi dire d'être vivante, la forme est toujours plus ou moins irrégulière, par suite des phénomènes qui se produisent au contact du milieu ambiant. Et il ne faudrait pas croire que ces irrégularités soient particulières à la

matière vivante : on les trouve sur toute petite masse liquide, qui, sans être miscible au milieu ambiant, effectue néanmoins des échanges matériels avec ce milieu. On sait, par exemple, que l'huile vieillie devient rance, c'est-à-dire qu'une partie de ses glycérides se dédoublent pour former des acides gras solubles dans les alcalis, alors que les glycérides intacts ne sont point miscibles aux solutions alcalines aqueuses. Or Gad, Quincke et d'autres auteurs ont constaté depuis longtemps qu'une gouttelette d'huile rance, placée dans une solution alcaline, prend une forme découpée semblable à

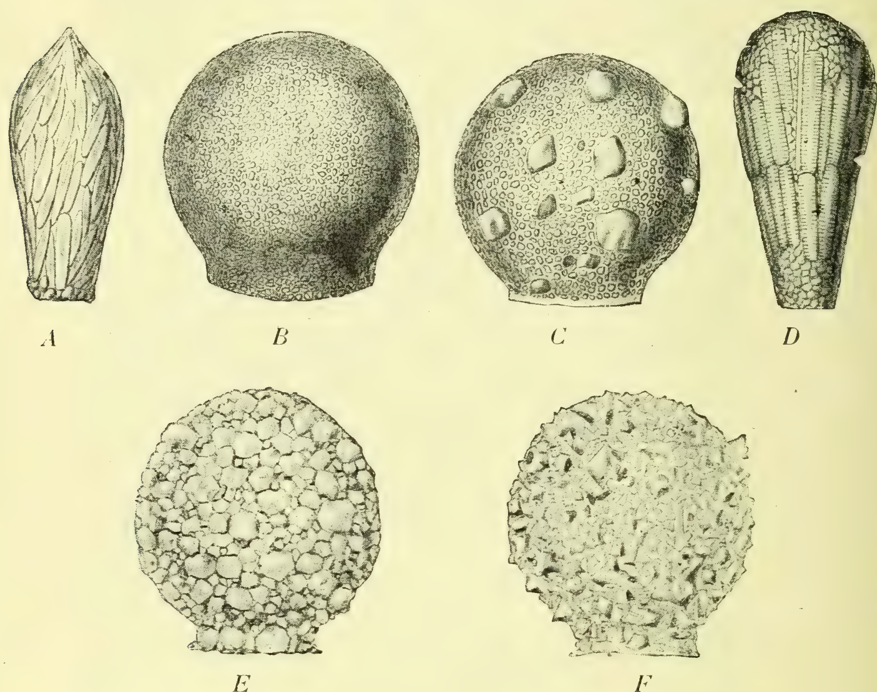


Fig. 211. — *Diverses carapaces de Difflugies.*

Formées : en A, par des diatomées ; — en B, par de fins grains de sable ; — en C, par du sable de grosseur variée ; — en D, par du sable et des diatomées ; — en E, par du sable grossier. — F, Difflugie de l'espèce E obtenue par culture en présence du verre pulvérisé. D'après Verworn.

celle des Amibes ou même des Radiolaires, grâce aux modifications de la tension superficielle produites par le passage des acides gras à l'état de savons (fig. 209).

L'expansion du protoplasma cellulaire peut présenter des variétés importantes, suivant sa composition chimique et suivant que la constante capillaire présente une valeur moyenne plus ou moins forte. C'est ainsi que, moins la différence entre l'attraction mutuelle des molécules protoplasmiques et l'attraction de ces molécules avec celles du milieu ambiant sera forte, moindre aussi sera la tension superficielle, et moins le protoplasma sera *séparé du milieu*, comme le dit Le Dantec. Si le protoplasma n'est que faiblement séparé du milieu, sa déformation sera facile, et il s'écoulera en longs pseudopodes, fins et ramifiés, qui pourront facilement se rejoindre, s'anastomoser, se fusionner, comme le font les filets d'un liquide qui

s'étale. Tel est le cas de beaucoup de Rhizopodes à pseudopodes finement découpés, comme *Lieberkühnia*, par exemple (fig. 210).

Mais si le protoplasma présente une forte tension superficielle, s'il est fortement séparé du milieu, l'allongement des pseudopodes sera plus difficile, et ces derniers, toujours séparés par une couche mince de liquide ambiant, ne pourront se rejoindre et s'anastomoser. C'est le cas des Amibes.

Enfin, la zone externe de la cellule peut présenter des différenciations si profondes et une structure soumise à une cohésion si grande, qu'on ne saurait la déformer que par des forces considérables. En pareil cas, la cellule entière obéit en bloc aux forces qui résultent des échanges, et se meut sans déformation notable, comme nous le verrons plus loin. Ce type est par exemple celui des Infusoires ciliés ou flagellés, dont la forme reste sensiblement constante.

L'attraction de la surface protoplasmique peut d'ailleurs se faire sentir sur des objets solides, de dimensions assez considérables. Ainsi s'explique la formation d'une coquille protectrice chez certains organismes unicellulaires agglutinant à leur surface les fragments de diverse nature qu'ils ont à leur disposition, fragments qui peuvent se remplacer mutuellement suivant le hasard des circonstances et sans porter atteinte à la forme de la cellule. Par exemple, une Difflugie habituellement garnie de grains de sable se recouvre d'une carapace tout à fait semblable si on met à sa disposition, au lieu de sable, des éclats de verre pulvérisé (Rhumbler) (fig. 211).

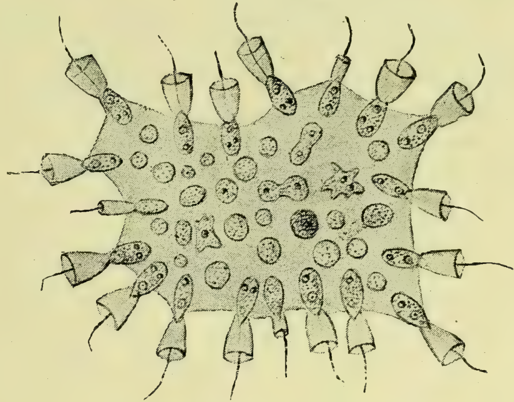


Fig. 212. — *Protospongia Hæckelii.*
Toutes les cellules arrivant à la surface de la colonie se munissent d'une collerette et d'un flagellum.

Il n'a été question, jusqu'à présent, que de cellules libres, car elles seules présentent assez d'indépendance pour obéir aux lois physiques qui déterminent leur forme individuelle. Dès que les cellules sont groupées, même d'une façon très lâche et transitoire, leur influence réciproque diminue beaucoup cette individualité, et aux forces intrinsèques qui interviennent pour régler la forme cellulaire, viennent s'en ajouter d'autres, d'origine extrinsèque, traduisant les conditions mécaniques nouvelles créées par le groupement.

L'influence du groupement des cellules sur leur forme peut n'être, d'ailleurs, que temporaire, et la même cellule passe par des formes variées suivant que ses relations de voisinage viennent à changer. On le constate très bien sur des colonies d'Infusoires flagellés, comme le *Protospongia Hæckelii*, par exemple (fig. 212), sorte d'éponge très inférieure, où un amas de cellules amiboïdes se trouvent plongées dans une sorte de gelée. Les cellules péri-

phériques seules sont munies de flagellums et de collerettes ; mais les cellules peuvent, phénomène fort intéressant, se remplacer tour à tour, acquérant leurs organes vibratiles ou les perdant suivant qu'elles arrivent à la surface ou s'enfoncent à l'intérieur de la colonie.

Enfin, lorsque les cellules conservent une situation à peu près définitive, elles conservent aussi le même caractère morphologique. C'est ainsi qu'on voit se former ces grands amas cellulaires, les tissus des plantes et des animaux, dont chaque élément cytologique possède une forme où se retrouvent les traits principaux de l'espèce cellulaire différenciée. Cette forme, où chaque cellule se trouve limitée dans son expansion par ses voisines, peut être plus ou moins géométrique ; elle conserve des contours remarquablement polyédriques chez beaucoup de cellules végétales où une épaisse membrane vient les consolider et les fixer.

B. **Forme du noyau.** — Puisque l'irrégularité des formes extérieures du cytoplasme résulte avant tout des conflits substantiels incessants entre ce cytoplasme et le milieu qui l'entoure, puisque la surface de la cellule, comme celle de toute petite masse fluide, sphérique dans l'état de repos, tend à se rapprocher de cette forme limite à mesure que les échanges décroissent d'intensité ou deviennent uniformes sur les différents points, il est permis de prévoir jusqu'à un certain point la forme du noyau.

Le corps nucléaire doit être beaucoup plus sphérique que le cytoplasme environnant, car il est moins exposé aux variations de la tension superficielle. Le cytoplasme arrête l'action que le milieu pourrait exercer sur le noyau ; comme il se maintient à lui-même une certaine constance de composition, il assure en même temps au noyau une certaine constance des échanges et par suite de la forme. Le cytoplasme constitue à la fois un filtre de substances et un régulateur d'énergies, protecteur du noyau.

En fait, le noyau est souvent sphérique. Dans le plus grand nombre des cas, c'est un ellipsoïde dont les axes sont eux-mêmes orientés par ceux du corps cellulaire. On trouvera des noyaux lobés, incisés, découpés, irréguliers ; mais il est remarquable qu'ils appartiennent surtout à des cellules douées d'une grande activité chimique et où les substances nucléaires jouent certainement un rôle important dans les élaborations de matières. Les globules blancs, les phagocytes de tout ordre et de toutes dimensions en sont d'excellents exemples. On sait, d'ailleurs, que, dans les éléments glandulaires doués d'une intense activité sécrétoire, le noyau peut être très irrégulier, beaucoup plus même que ne le sont les contours extérieurs de la cellule. Il suffit de se reporter à des objets déjà cités, tels que les cellules des glandes séricigènes des chenilles (voir fig. 114. p. 115), ou celles de l'hépatopancréas de divers Arthropodes (fig. 120, p 119). Peut-être cette inversion dans l'irrégularité respective de la surface nucléaire et de la surface cytoplasmique s'expliquerait-elle en supposant que les élaborations chimiques ont, dans ce cas, leur siège principal au contact du noyau et du protoplasma, celui-ci se bornant à transmettre au milieu extérieur, d'une manière assez constante et sans réactions notables, les matériaux déjà préparés à l'intérieur de la cellule.

3° STRUCTURE INTERNE DE LA CELLULE

Les considérations qui précèdent viennent d'être exposées en envisageant la cellule comme une simple masse liquide homogène, et en examinant ce qui se passerait à la surface de ce corps. Mais si en réalité les conclusions de cette étude doivent subir un certain nombre de corrections dans les détails, elles n'en subsistent pas moins dans leurs principes. La question à laquelle on touche ici intrigua longtemps les histologistes et fut un des plus grands obstacles au développement d'une notion suffisamment rationnelle de la matière vivante.

La cellule n'est pas une masse amorphe, anhiste, homogène, c'est un corps structuré, très finement structuré même, et compliqué, où l'observation a révélé une foule de détails, étudiés au Livre précédent. Puisque l'examen d'objets vivants, sans l'intervention d'aucun réactif, a montré des structures tout à fait comparables à celles que l'histologiste étudie ordinairement avec le secours de ces réactifs, ces structures sont réelles, il faut les expliquer. Comment concilier la fluidité et l'organisation ? Comment croire à la conservation de la structure très délicate d'une masse liquide ?

Cet argument a été autrefois invoqué en faveur d'une constitution solide du protoplasma. Nous avons montré que cette hypothèse était incompatible, non seulement avec la multiplicité et la variété des échanges matériels, mais aussi avec les formes habituelles de la cellule.

Toute obscurité a disparu depuis le jour où les recherches de différents auteurs, parmi lesquelles il faut citer les remarquables travaux de Bütschli, ont abouti à faire considérer la cellule, non plus comme une masse compacte, mais comme une masse très finement vacuolisée, comme une émulsion. La matière vivante n'est plus *un* fluide, mais bien un *système de fluides émulsionnés*. Les forces capillaires, déjà si considérables à la surface de la cellule envisagée comme un tout, deviennent vraiment colossales dans chacune des lames liquides extrêmement minces qui constituent l'émulsion, et donnent à l'édifice une stabilité très grande. Ce fait est de notion banale. Quiconque a fait mousser du savon entre les doigts, quiconque a vu du blanc d'œuf finement battu en neige, ou l'une de ces mixtures parfois très compactes que l'art culinaire prépare en émulsionnant des matières huileuses, albumineuses et aqueuses, sait que ces mélanges ont une grande résistance, et qu'un fragment d'émulsion, loin de couler comme un liquide, peut conserver pendant fort longtemps une forme déterminée. Cependant, ces émulsions sont bien grossières par rapport aux émulsions cellulaires, et les vacuoles y sont beaucoup plus grandes que dans celles-ci. Comment donc s'étonner de la stabilité des structures cellulaires, puisque pour les détruire il faudrait vaincre des forces considérables et, par suite, employer des moyens violents.

Une structure vacuolaire, vésiculeuse, s'observe facilement chez certaines cellules, telles que les Thalassicoles (fig. 213) ou certaines plasmodies de Myxomycètes (fig. 25).

Mais ce n'est pas encore la vraie structure protoplasmique : les vacuoles

y sont trop grandes, trop grossières, pour ainsi dire extraprotoplasmiques. C'est dans les travées qui les séparent qu'il faut encore chercher la vraie structure fine. On la trouve à l'aide d'investigations très délicates ; Bütschli a publié un atlas représentant de très belles figures vacuolisées observées dans un grand nombre de cellules (voir fig. 33 et 34 p. 54 et 55).

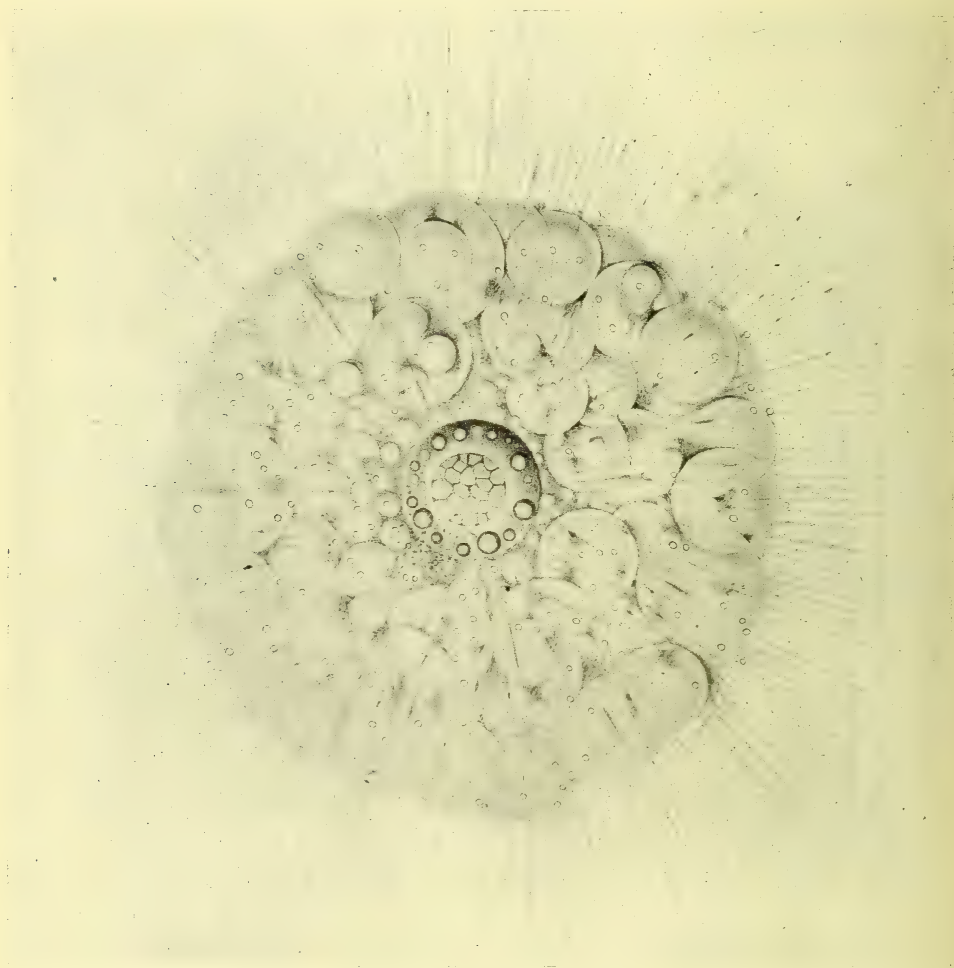


Fig. 213. — *Thalassicola pelagica*. D'après Hæckel.

Bütschli a pu reproduire artificiellement des émulsions si fines et si bien structurées qu'il était presque impossible de les distinguer du protoplasma. En triturant de l'huile avec de la potasse ou du sucre de canne et plaçant ensuite une gouttelette de cette huile dans une goutte d'eau, on voit sous le microscope les particules de potasse ou de sucre attirer l'eau par diffusion, de sorte que le liquide qui se rassemble autour de ces particules vacuolise la goutte et la transforme en une émulsion extrêmement fine. La ressemblance est frappante.

Lorsqu'il s'agit de cellules, non plus rondes, mais orientées d'une certaine façon par suite de leur présence dans un tissu donné, dans une assise épithéliale par exemple, les vacuoles de l'émulsion, les mailles du réseau, ne sont plus rondes ou régulièrement polygonales, elles sont orientées et allongées dans le sens même de la cellule (fig. 33, p. 54). Elles présentent à la périphérie une structure plus fine et plus serrée, et par là s'expliquent les différenciations souvent très résistantes de l'exoplasma, comme la cuticule des Infusoires, les cils et les flagellums.

Il reste enfin à se rendre compte d'une particularité extrêmement répandue dans les cellules, tout au moins à certaines périodes de leur existence. Il s'agit des structures filamenteuses, des fuseaux et des sphères dont

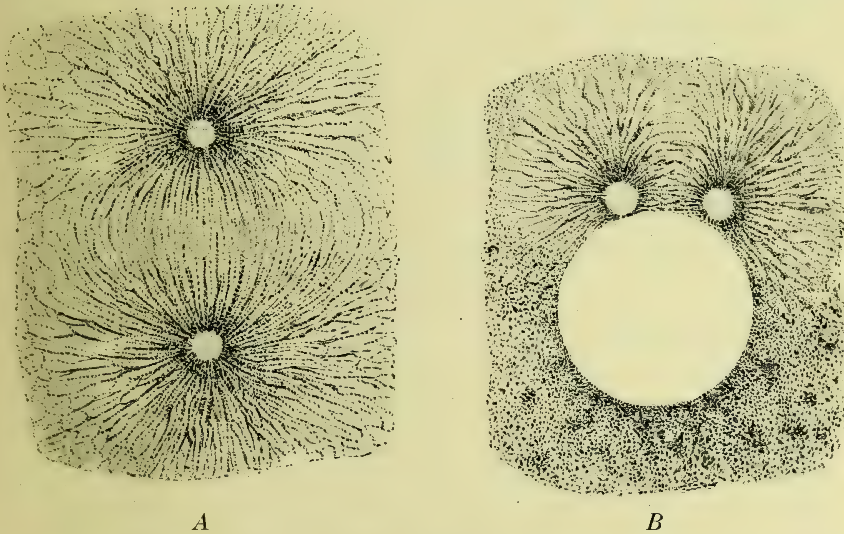


FIG. 214. — *Fantômes magnétiques formés par la disposition des grains de limaille de fer sur un carton autour des pôles d'un aimant.*

En A, disposition normale. — En B, la distribution de la limaille est gênée par la présence d'un corps diamagnétique, situé à peu près comme le noyau au voisinage des centrosomes dans les premiers temps de la division cellulaire. Comparer ces figures avec celles du *Livre IX*.

on verra de nombreux exemples lors de l'étude des divisions cellulaires. La cellule possède alors une polarité manifeste, elle est généralement bipolaire. Les mailles du protoplasma, les granulations de leur contenu, sont orientées par rapport à deux points, à deux centres d'attraction. Grâce à cette attraction polaire se produisent des figures analogues à celles qui traduisent la répartition des particules de matière partout où entrent en jeu des forces émanant de deux pôles, quelle que soit d'ailleurs la nature de ces forces (voir les figures du Livre IX).

Rien dans ce phénomène n'est particulier à la cellule vivante : il est d'une généralité absolue dans tous les domaines de la matière et ne fait que traduire les propriétés géométriques de l'espace à trois dimensions. Partout où il existe des potentiels de nature quelconque, croissant ou décroissant à partir de deux points, les surfaces équipotentielles, c'est-à-dire les surfaces représentant la distribution des potentiels égaux, sont les mêmes. Les lignes

de force coupant normalement les surfaces équipotentielles successives présentent toujours le même aspect. C'est celui que donneraient sur une carte géographique les courbes d'égal niveau et les lignes de plus grande pente, si un terrain plat était soulevé par deux montagnes coniques voisines. Les cercles, les ellipses et les lemniscates qui traduisent les variations de la différence de marche des rayons lumineux dans une lame cristalline biaxe en sont un exemple. La distribution des parcelles de limaille autour d'un aimant (fig. 214) en est un autre, l'orientation des brins de poils dans le sulfure de carbone où plongent les pôles d'une machine statique en est un troisième.

La même figure de surfaces équipotentielles et de lignes de force se produit également dans le cas d'une diffusion lente de matériaux chimiques à partir de deux centres de distribution, soit que cette image disparaisse ensuite par l'égalisation des concentrations, soit qu'elle se fixe par des produits de réaction solides. On peut l'obtenir en coagulant de la gélatine par des grains d'acide picrique ou de bichromate de potassium. Les zones d'accroissement des objets naturels la présentent lorsqu'il y a bipolarité ; on la trouve en sectionnant transversalement à des hauteurs convenables une branche d'arbre qui se bifurque : les zones d'accroissement du bois sont analogues aux sphères de la cellule en division, les rayons médullaires correspondent aux fuseaux.

La présence des formations fusoriales dans la cellule ne nous apprend donc qu'une seule chose : il existe, à ce moment, dans la cellule, deux régions particulières (les centrosomes), morphologiquement délimitées ou non, qui sont le siège du maximum ou du minimum d'un certain potentiel. Mais elle ne nous renseigne en rien sur la nature de ce potentiel, il ne faut pas l'oublier. Rappelons-nous cependant que les figures équipotentielles peuvent traduire, non seulement une distribution d'énergie, mais aussi une distribution de matière. Peut-être se passe-t-il dans les centrosomes de la cellule en division des réactions chimiques spéciales, dont les produits diffusant dans toute la masse protoplasmique lui donnent une structure fusoriale; peut-être la cause de cette structure est-elle différente : c'est encore une des nombreuses inconnues du problème cytologique.

Bien entendu, la structure interne vacuolaire du protoplasma doit influer sur la façon dont se produisent les déformations générales de la surface. La cellule ne peut subir ces déformations exactement comme une goutte homogène ; il y a des corrections à introduire, mais qui n'affectent pas le sens général des phénomènes. La structure du protoplasma périphérique lui donne évidemment beaucoup plus de résistance, et lorsqu'une déformation se produit, il se crée en même temps une force élastique tendant à ramener le protoplasma à sa position première. C'est une garantie très grande pour le maintien de la forme cellulaire dans ses traits spécifiques.

ARTICLE 3. — L'ÉNERGIE CELLULAIRE.

1° SOURCES DE L'ÉNERGIE CELLULAIRE. L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

La cellule possède constamment à sa disposition une certaine provision d'énergie, dont la transformation permet le jeu des réactions diverses par lesquelles la cellule se meut, se nourrit, s'accroît, désassimile, se reproduit, dégénère et meurt. Cette énergie, emmagasinée à l'état potentiel ou apportée du dehors par les agents extérieurs, peut être de différentes natures.

Elle existe en premier lieu sous forme d'énergie chimique, introduite dans le système cellulaire avec les matériaux alimentaires, et libérée lors du dédoublement de ces matériaux. Mais cette énergie ne représente qu'une partie, et même une minime partie, de toute celle que transforme l'ensemble des cellules actuellement vivantes. Les cellules des animaux, des champignons, de la plupart des bactéries, reçoivent des aliments complexes qu'elles simplifient de plus en plus par une série de dédoublements et d'oxydations exothermiques ; elles peuvent ainsi faire apparaître sous forme d'énergie actuelle mécanique, thermique, etc., le potentiel chimique contenu dans leurs aliments à molécules fortement synthétisées. Mais précisément par ce genre de fonctionnement, elles ramènent la matière organique déjà élaborée à des molécules de plus en plus simples et de plus en plus voisines des résidus dénués de potentiel que nous offre le monde minéral.

Ces cellules se trouvent naturellement impuissantes à refaire d'elles-mêmes la synthèse des aliments organiques ainsi décomposés, par la raison bien connue qu'on ne saurait créer, mais seulement transformer de l'énergie.

Il faut donc de toute nécessité que la cellule, ou plutôt que certaines cellules tout au moins reçoivent de l'énergie sous une autre forme que le potentiel chimique des aliments. L'énergie mécanique, électrique, thermique, provenant du monde extérieur, n'est utilisée par la cellule que dans des circonstances assez rares et dans une mesure fort peu importante. Il en est tout autrement de l'énergie lumineuse.

La lumière est, en effet, le grand moteur de la vie sur le globe terrestre, par l'intermédiaire des plantes vertes. Ce sont les chloroplastes de ces plantes vertes qui reçoivent et transforment l'énergie lumineuse des radiations solaires. On a vu au Livre II comment la chlorophylle, grâce à l'énergie de la plage rouge du spectre particulièrement, réduit l'anhydride carbonique et l'eau, qu'elle combine entre eux, rejetant une partie de leur oxygène, pour faire avec les autres éléments l'amidon ou d'autres hydrates de carbone. On a vu aussi comment ces chloroplastes effectuent probablement, ou tout au moins complètent, l'assimilation organique de l'azote, du phosphore, des métaux, etc...

Les autres cellules, végétales ou animales, peuvent maintenant utiliser les matériaux organiques synthétisés par le plasma chlorophyllien, pour en dégager l'énergie chimique comme on l'a vu plus haut. Mais en dernière

analyse, on peut dire que toute l'énergie du monde cellulaire en général lui est apportée sous une forme unique, la radiation solaire lumineuse.

2° DISPOSITIFS ACCUMULATEURS D'ÉNERGIE. MEMBRANES HÉMIPERMÉABLES ET PRESSION OSMOTIQUE.

Par quel mécanisme se font les transformations de l'énergie dans la cellule, on ne saurait guère le dire aujourd'hui. En faire l'étude serait passer en revue la physique tout entière, et l'on sait combien de lacunes et d'obscurités demeurent encore, tant dans les principes mêmes de cette science que dans leur application aux êtres vivants.

Toutefois, de même que nous avons dû signaler à propos de la forme et de la structure cellulaire le rôle considérable des phénomènes d'attraction intermoléculaire, il convient de noter une disposition de la matière cellulaire qui contribue singulièrement à accroître les réserves d'énergie potentielle dont elle peut disposer. Il s'agit de la structure *hémiperméable* du protoplasma périphérique, donnant lieu aux phénomènes connus de l'osmose à travers les parois de ce genre.

Lorsque deux liquides se trouvent séparés par une paroi de structure telle que certaines espèces de molécules puissent passer à travers ses pores, tandis que d'autres sont retenues, il se produit un triage des molécules jusqu'à ce que certaines conditions d'équilibre soient remplies. Quelles sont ces conditions ? On sait que dans chaque liquide le choc des molécules errantes contre les parois détermine une pression de nature particulière, dite *pression osmotique*, précisément à cause des phénomènes que nous allons décrire. Les remarquables travaux de VAN T'HOFF, assimilant la théorie des solutions à celle des masses gazeuses, ont montré que la pression osmotique d'une masse liquide est proportionnelle au nombre de molécules contenues dans l'unité de volume, quelles que soient d'ailleurs la nature et la grosseur individuelle de chacune de ces molécules. Il en résulte qu'une molécule composée d'un très grand nombre d'atomes détermine pour sa part une pression égale à celle que produit une molécule très petite, fait capital pour l'interprétation des échanges et de la vie cellulaire.

Ceci posé, lors du contact de deux liquides aqueux séparés par une membrane hémiperméable, les molécules qui le peuvent faire facilement traversent la paroi, et il s'établit des courants d'échanges matériels, appelés échanges osmotiques. En particulier, l'eau s'introduit du côté où la concentration moléculaire est la plus forte, et par suite la pression osmotique la plus élevée, jusqu'à ce que les concentrations moléculaires et les pressions osmotiques se soient égalisées.

La zone périphérique du protoplasma cellulaire possède la structure d'une membrane hémiperméable, car la cellule montre les phénomènes osmotiques qui résultent de cette structure. Ces phénomènes sont parfaitement visibles, surtout lorsque le corps cellulaire est entouré d'une membrane bien différenciée, comme c'est le cas chez les végétaux cellulosiques. Il est bon de noter précisément que les cellules végétales furent les premiers

objets sur lesquels, après Dutrochet, divers auteurs tels que De Vries, Pfeffer, etc., étudièrent les lois de l'osmose, longtemps avant que l'analyse physique vînt compléter l'observation physiologique.

Lorsqu'une cellule est plongée dans l'eau, elle possède une pression osmotique supérieure à celle du milieu ; l'eau s'introduit donc à l'intérieur de la membrane, et cette pénétration, qui tend à continuer jusqu'à ce que la pression osmotique interne soit abaissée à la valeur de la pression externe, s'arrête seulement quand la distension de la membrane cellulaire a produit une force élastique capable de contrebalancer la force osmotique. La cellule est en état de turgor, de turgescence. Il arrive même souvent que la membrane, n'ayant pas une résistance suffisante, éclate. Inversement, lorsque la cellule est plongée dans une solution concentrée d'une substance quelconque, l'eau sort de la cellule pour aller diluer le liquide externe, et la cellule se rapetisse tant que la membrane peut se resserrer.

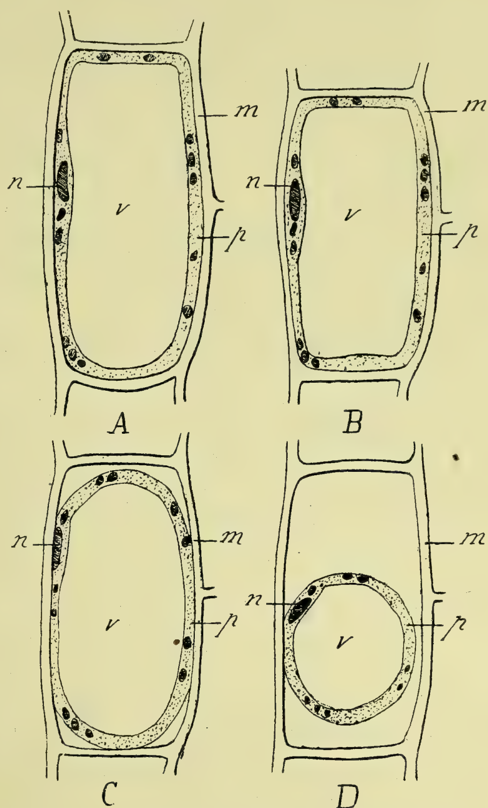


Fig. 215. — *Plasmolyse d'une cellule végétale* (schéma).

La membrane se rétracte autant qu'il est possible (de A à B), puis le protoplasma, continuant le mouvement de contraction, se décolle de la membrane (C et D). — *m*, membrane. — *p*, protoplasma (utricule primordial).— *n*, noyau. — *v*, suc cellulaire contenu dans la vacuole centrale. D'après De Vries.

Mais quand le tassement des molécules de la membrane est arrivé à ses dernières limites, le protoplasma continue seul le mouvement de rétraction ; il peut se détacher de la paroi en laissant un espace périphérique : la cellule est dite *plasmolysée* (fig. 215).

Les variations de la pression osmotique jouent un grand rôle dans les manifestations mécaniques de la cellule, et l'existence même d'une membrane ou d'un exoplasma hémiperméable lui permet d'accumuler une grande quantité d'énergie potentielle. Grâce à l'assimilation, la cellule contient en effet des molécules très compliquées, très grosses, n'intervenant que peu par rapport à leur masse dans la valeur de la pression osmotique actuelle. Elles peuvent donc s'accumuler en grand nombre tout en respectant l'*isotonie*, c'est-à-dire l'équilibre osmotique, entre le contenu cellulaire et le milieu ambiant. Mais que ces grosses molécules protéiques viennent à se

dédoubler, non seulement elles libéreront l'énergie emmagasinée à l'état de potentiel chimique, mais encore leurs très nombreux fragments, agissant chacun autant que la molécule primitive, élèveront considérablement la pression osmotique. Il s'ensuivra d'abord des échanges très actifs et très utiles à la vitalité de la cellule, puis une turgescence, une expansion irrésistible si une foule de cellules totalisent leur action, et qui explique comment de simples racines des plus humbles végétaux peuvent faire éclater et soulever les rocs en apparence les plus solides.

CHAPITRE II

Variations dynamiques de la cellule.

ARTICLE PREMIER. — VARIATIONS DE LA SUBSTANCE CELLULAIRE.

La substance cellulaire ne reste pas constamment identique à elle-même, mais subit au contraire des changements perpétuels tant qu'elle est à l'état de vie manifestée ; pour les suspendre, il faut la mort, ou certains états de « vie latente » où les échanges sont réduits au minimum ; encore n'est-il pas certain que ce minimum soit nul.

1° L'ADDITION

L'*addition* de matières nouvelles à la substance cellulaire peut se faire de diverses façons, suivant l'état physique des corps qui doivent s'additionner. Si ces corps sont liquides ou dissous, ils pénètrent dans la cellule par une simple osmose. Tel est le cas de la plupart des cellules des animaux ou des végétaux supérieurs ; vivant en colonies et généralement incapables de mouvements, par suite de leurs entraves mutuelles, ces cellules sont baignées dans des liquides nourriciers, sang, lymphe, sève, etc., dont les constituants traversent l'exoplasma hémiperméable.

Peu importe, d'ailleurs, la façon dont les matériaux nutritifs de l'extérieur ont été amenés à l'état dissous : qu'ils aient été originellement solubles dans les liquides organiques, ou qu'ils aient acquis cette propriété seulement après l'action de sucs digestifs sécrétés par la cellule, le mécanisme de leur introduction est le même. La digestion extracellulaire ne saurait être regardée comme un cas spécial de l'addition.

On s'est extasié pendant longtemps, et maints ouvrages le font encore, sur la remarquable propriété par laquelle les cellules font un choix parmi les matériaux dissous qui leur sont présentés, et n'absorbent que ceux qui peuvent leur être utiles, se gardant d'introduire dans leur protoplasma des substances dangereuses. Sans doute, il est vrai que l'exoplasma hémiperméable laisse passer certaines molécules en arrêtant les autres ; mais le fait de voir pénétrer les substances utiles, alors que les corps dangereux restent

au dehors, s'explique très simplement par la sélection. Il est inutile d'y voir un pouvoir mystérieux et de l'exprimer en langage anthropomorphique : il suffit de songer à la destruction inévitable, au cours des âges, de tous les types cellulaires dont la membrane aurait été conformée autrement. Ce qui le prouve, c'est qu'en présentant à une cellule donnée des poisons spéciaux que l'espèce n'a probablement jamais eu l'occasion de rencontrer au cours de son histoire, on voit souvent la cellule absorber le poison et en mourir.

Quand la cellule est demeurée libre, ou que, tout en faisant partie d'une



FIG. 216. — *Pseudopode de* Lieberkühnia *capturant un Colpode* (Colpidium Colpoda). Stades de l'addition directe. D'après VERWORN.

colonie, elle a conservé une certaine indépendance, elle peut s'additionner des aliments solides. Le mécanisme de cette addition diffère suivant la valeur de la tension superficielle.

Lorsque cette tension est faible, comme dans le cas des Rhizopodes réticulés par exemple, où les pseudopodes peuvent facilement adhérer entre eux ou avec d'autres corps, la parcelle alimentaire solide, ou l'organisme microscopique qui constitue la proie, peut être mouillé par le cytoplasme et s'y dissoudre directement. C'est ce qui arrive lorsqu'une Gromie capture un Infusoire : dès que la proie est collée à un pseudopode, le protoplasma se rassemble plus ou moins autour d'elle et la digère directement (fig. 216).

Mais dans la plupart des cas la constante capillaire de la cellule présente une valeur trop élevée pour permettre au corps étranger de pénétrer directement dans le protoplasma. Les déformations produites par la présence de ce corps étranger aboutissent alors à une dépression de la surface,

une invagination, un enveloppement graduel du corps. Toujours séparé de l'exoplasma par une mince couche du liquide ambiant, ce corps finit par être contenu dans une sorte de poche dont le pédicule se rompt enfin : le corps étranger se trouve alors au centre d'une vacuole contenant un peu du liquide extérieur, entourée d'une couche d'exoplasma, et plongeant dans l'intérieur du cytoplasme. C'est ainsi que les Amibes ingèrent les débris solides ou les petites cellules qui se trouvent autour d'eux (fig. 217).

Dès que la vacuole alimentaire est formée au sein du protoplasma, la petite quantité de liquide où flotte le corps étranger subit des modifications importantes. Entourée de toutes parts par la substance cellulaire, elle effectue avec celle-ci des échanges osmotiques. La vacuole reçoit du protoplasma des substances qui peuvent agir sur le corps ingéré et le dissoudre lorsque sa nature s'y prête. Parmi ces agents digestifs diffusés de la cellule vers la vacuole, on trouve en première ligne des acides et une série de diastases. La vitesse avec laquelle les diverses molécules ou les diversions traversent les membranes hémiperméables est en effet bien loin d'être la

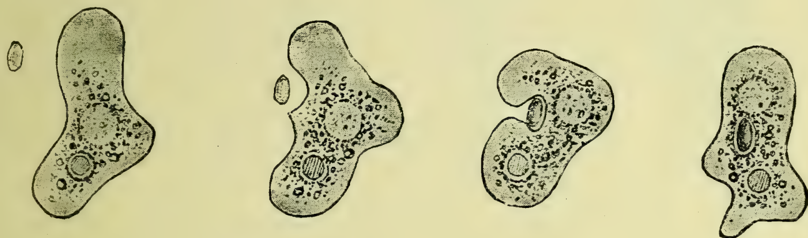


Fig. 217. — *Amibe ingérant une Algue.*
Stades successifs de la formation d'une vacuole alimentaire. D'après Verworn.

même, et ces vitesses sont telles qu'une solution saline neutre laisse passer généralement plus vite son acide que sa base. De là vient le caractère acide de beaucoup de « sécrétions » cellulaires.

En ce qui concerne les vacuoles des Protozoaires, Balbiani a constaté nettement l'acidification de leur contenu : lorsqu'on fait ingérer par une Amibe des parcelles d'une matière colorée susceptible de changer de teinte comme un indicateur de réaction, du violet d'alizarine par exemple, on voit les grains enfermés dans les vacuoles devenir de plus en plus jaunes à mesure que le liquide vacuolaire devient plus acide.

Si le corps étranger de la vacuole n'est pas attaquable par les acides et les diastases pepsiques, il arrive un moment où, par suite des mouvements amiboïdes, la vacuole s'approche de la surface. La pression osmotique, devenue plus forte dans la vacuole par l'apport des sécrétions protoplasmiques, fait alors éclater la mince couche exoplasmique, et le corps étranger est rejeté. Au contraire, s'il a pu se dissoudre sous l'action des ferments et des acides sécrétés, les produits de la dissolution traversent à leur tour par osmose les parois de la vacuole, et sont absorbés par le cytoplasme.

L'absorption des aliments par ingestion se ramène donc en somme à l'absorption par osmose, dont elle n'est qu'un cas particulier, un perfection-

nement, consistant à enfermer d'abord dans un espace clos le corps sur lequel va porter l'action des sucs digestifs.

Les cellules nues, amiboïdes, peuvent ingérer par tous les points de leur surface ; un exemple classique de ce phénomène est la phagocytose, c'est-à-dire l'ingestion des bactéries par les leucocytes des animaux. Mais il est des cellules, comme les Infusoires ciliés, errants ou fixés, dont la différenciation périphérique, très avancée, ne permet pas la pénétration en tous les points. Il existe alors au moins une petite région, qualifiée de bouche, où l'enveloppe protectrice est interrompue ; le mouvement des cils vibratiles se trouve réglé de telle sorte que toutes les parcelles qui flottent aux environs de la cellule sont attirées vers un entonnoir dont le fond est formé par la « bouche » de l'Infusoire (fig. 218). Le corps étranger pénètre dans le protoplasme, suit un trajet déterminé par les courants intraprotoplasmiques,

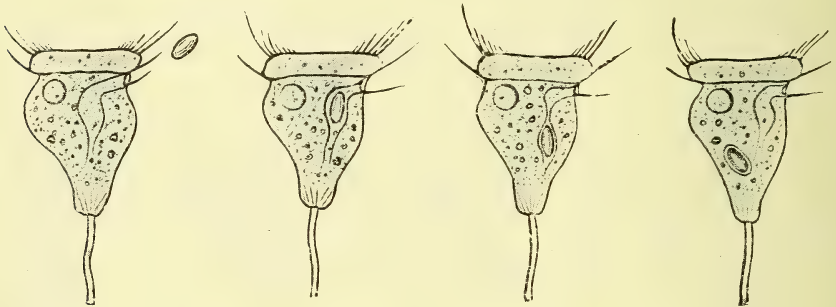


Fig. 218. — *Vorticelle ingérant une Algue.*
Celle-ci est attirée vers la bouche par le tourbillon des cils vibratiles, et poussée à travers le pharynx jusque dans l'endoplasma. D'après Verworn.

puis ressort à la surface, comme on peut le voir chez les Vorticelles, après avoir cédé s'il y a lieu ses parties solubles.

L'ingestion des matériaux figurés n'est pas réservée aux seules cellules libres. Les éléments anatomiques des tissus, même lorsqu'ils sont en contact avec leurs voisins, peuvent conserver, sur certaines faces, des mouvements amiboïdes plus ou moins étendus, et ingérer des proies.

En résumé, quelles que soient les phases préparatoires, digestion extra ou intra-cellulaire, etc., l'addition au protoplasma de substances nouvelles se fait toujours par voie de dissolution et d'osmose.

2° L'ASSIMILATION

Quand les matériaux alimentaires ont pénétré au sein du protoplasma, la première phase seulement du renouvellement substantiel de la cellule est achevée. Ces matériaux doivent maintenant subir des remaniements profonds, des réactions et des synthèses qui les amèneront à ressembler aux substances constitutives dont est formé déjà le protoplasma. Le travail qui va s'accomplir est celui de l'*assimilation*.

Comment se fait l'assimilation ? Force nous est d'avouer qu'à l'heure actuelle nous ne le savons pas. Les molécules de la substance vivante sont certainement très compliquées ; elles possèdent de nombreux groupes fonctionnels capables de fixer à leur tour de nouveaux atomes pour agrandir l'édifice. Il arrive ainsi un moment où l'augmentation de ces molécules détruit les conditions de leur équilibre stable, et où elles doivent se fragmenter.

On peut concevoir que les fragments fixent à leur tour une série d'atomes pour reconstituer la molécule primitive et recommencer indéfiniment le cycle ; mais il serait difficile de dire quelles fonctions entrent en jeu et quels atomes se fixent. Peut-être doit-on faire intervenir ici la grande tendance des groupements cyanés à la polymérisation, habilement mise en relief par Pflüger dans une ingénieuse théorie sur l'accroissement de la matière vivante, que l'on ne saurait exposer ici en détail.

Ce qui est certain, c'est que l'assimilation est un phénomène éminemment spécifique. Rien à cela d'étonnant, car l'assimilation consiste précisément dans la création d'une certaine quantité de matière vivante d'espèce identique à celle qui la crée, c'est-à-dire spécifiquement distincte des autres par sa composition chimique, sa structure et ses fonctions. Aussi retrouve-t-on la spécificité dans beaucoup des corps chimiques extraits des cellules, que ces corps en soient les vrais constituants ou seulement des produits dérivés. Les cellules intestinales et hépatiques des différents Mammifères ne fabriquent pas *une* sérumalbumine, mais bien toute *une famille* de sérumalbumines ; les globules sanguins ne se chargent pas d'*une* hémoglobine toujours identique à elle-même, mais d'*une série* d'hémoglobines parentes ; les graines des diverses races de vignes ne se teignent pas d'une même matière colorante, mais bien de colorants divers et dont la constitution rappelle les origines généalogiques de la plante qui les fournit (A. Gautier). Dans un même organisme, les cellules nourries par les mêmes plasmas lymphatique et sanguin, fabriquent pourtant, suivant leur spécificité, de la musculine, de la graisse, de l'osséine, des protagons, etc.

Bien plus, les substances spécifiques de chaque cellule s'élaborent aux dépens de matériaux quelconques, et qui peuvent être très divers, pourvu qu'ils apportent toujours les éléments chimiques nécessaires. L'assimilation peut donc se définir comme une série de réactions qui aboutissent à la synthèse de substances spécifiques aux dépens de matériaux non spécifiques. Là est aussi le secret de l'hérédité.

Quel est dans cette synthèse le rôle des différentes parties figurées de la cellule ? On n'a pu considérer à ce point de vue que deux parties dans la cellule : le cytoplasme d'une part, le noyau de l'autre. Les expériences de mérotomie ayant prouvé que le noyau ou le cytoplasme seuls ne peuvent se maintenir en vie lorsqu'on les a séparés, une série de recherches très concordantes a montré que leur mort est due à ce que chacun est incapable d'assurer à lui seul le renouvellement de sa propre substance. Dans les fragments de protoplasma privés de noyau, les phénomènes de mouvement, l'ingestion, etc., sont conservés, parce qu'ils dépendent uniquement des réactions superficielles du cytoplasme. Mais tous ceux qui peuvent consommer certaines substances s'arrêtent bien vite, lorsque la provision

contenue dans le cytoplasme au moment de la mérotomie est épuisée, parce que le fragment anucléé ne peut refaire à nouveau ces substances.

Ainsi, lorsqu'on mérotomise des Protozoaires après leur avoir fait ingérer des grains de violet d'alizarine (Balbiani), on voit se produire typiquement le virage à l'acidité dans les vacuoles des fragments nucléés. Le virage s'arrête rapidement dans les fragments anucléés, et, si ceux-ci ingèrent de nouveaux grains, le virage ne commence même pas. La même chose a lieu s'il s'agit de digérer des proies albuminoïdes. En pareil cas, le

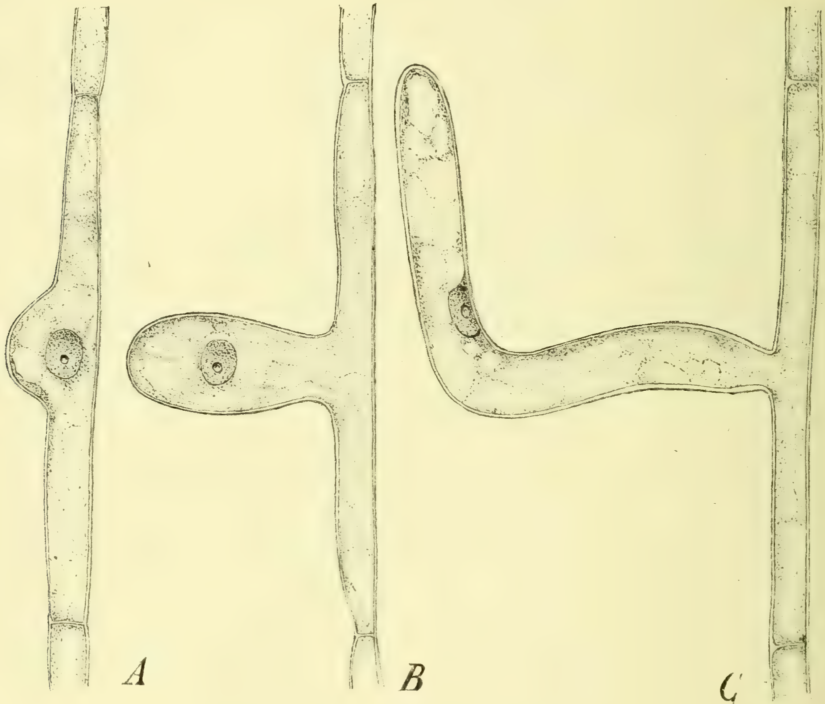


Fig. 219. — Poils radicaux de *Phaseolus*.
Le noyau se trouve dans la région où la croissance est la plus rapide.

fragment protoplasmique fournit la petite quantité de sucs digestifs qui l'imbibait, mais ne peut en fabriquer d'autres.

C'est pour la même raison qu'un fragment d'Infusoire régénère une cuticule sur la plaie, qu'une cellule végétale coupée refait une cloison cellulosique, qu'un Foraminifère blessé répare sa coquille, à la condition que toutes ces cellules aient conservé une partie de leur substance nucléaire. Mais si le noyau est enlevé complètement, aucune de ces matières ne peut plus être produite.

L'association de la substance nucléaire et de la substance cytoplasmique est donc rigoureusement nécessaire pour la synthèse des matériaux cellulaires spécifiques : l'assimilation ne peut se faire que grâce à cette symbiose.

Aussi voit-on fréquemment le noyau subir même des variations morphologiques dans les cas où l'activité chimique de la cellule est particulière-

ment intense. On sait que les noyaux se portent excentriquement vers le côté où la cellule accomplit son plus grand travail. Dans les cellules végétales, on les trouve là où est en train de se produire un épaississement de la membrane ; dans les poils végétaux, ils se portent à l'extrémité, à la région de croissance rapide (fig. 219). Souvent même le noyau multiplie sa surface d'échanges, comme dans les glandes en activité (fig. 114, p. 115), dans les phagocytes à noyaux multiples ou déchiquetés, etc. (fig. 115, p. 116). On en a vu déjà bien des exemples.

3° LA DÉSASSIMILATION

L'adjonction de matière à celle qui constitue déjà le protoplasme n'est pas la seule façon dont se traduit l'activité substantielle de la cellule. Parallèlement à l'assimilation et simultanément se produit la *désassimilation*. La cellule perd des matières en même temps qu'elle en gagne, et ces deux phénomènes inverses, dont la coexistence semblerait bizarre pour la plupart des petites molécules dont nous connaissons les propriétés chimiques, paraissent tout naturels si l'on se rappelle le nombre et la variété des groupements fonctionnels présumables dans les molécules de la substance vivante.

Suivant la structure de ces molécules, la quantité de matière séparée dans un temps donné peut être inférieure, égale ou supérieure à la quantité de matière fixée, de sorte que la cellule s'accroît, se maintient dans un état constant, ou dégénère, suivant les phases de son existence.

Le mécanisme de la désassimilation, comme celui de l'assimilation, nous est parfaitement inconnu. Seuls les produits de cette désassimilation ont été déjà étudiés en grande partie, et leur examen a constitué jusqu'à présent un des chapitres les plus développés de la chimie biologique. Malgré l'intérêt qui s'y attache, l'énumération de ces corps nous entraînerait à des détails trop spéciaux sur lesquels nous ne pouvons insister ici.

4° L'EXCRÉTION

Dès que les molécules vivantes complexes ont été fragmentées en produits de désassimilation plus simples, ces produits commencent à quitter la cellule pour se répandre dans le milieu ambiant. Ainsi se fait une véritable soustraction au protoplasma, inverse de l'addition, et que le langage habituel de la physiologie a qualifié d' « *excrétion* ».

Le mécanisme le plus simple de l'excrétion est naturellement le passage osmotique des matières désassimilées, à travers les couches périphériques de la cellule ; on le comprendra très facilement en se reportant à ce qui a été dit au sujet de l'addition.

Dans certains cas, les substances désassimilées sont séparées momentanément dans l'intérieur de la cellule sous forme de grains solides ou de gouttes liquides figurées ; ces petites masses sont ensuite rejetées par un

mécanisme où intervient la tension superficielle de la cellule, et qu'il est facile d'imaginer.

Les détails morphologiques qui peuvent compliquer le trajet ultérieur de ces excrétions n'ont qu'une importance secondaire. De même la distinction entre des « excrétions » définitives et des « sécrétions » qui pourront être utilisées par d'autres groupes de cellules du même organisme, est dénuée de toute signification au point de vue cytologique.

ARTICLE 2. — VARIATIONS DE LA FORME CELLULAIRE.

L'étude des variations des formes cellulaires ferait l'objet d'un chapitre très important et très intéressant de la cytologie descriptive. Mais si le principe de ces variations morphologiques n'est pas douteux, si l'on sait bien qu'elles reposent sur les modifications incessantes de la tension superficielle résultant des échanges chimiques perpétuels de la cellule, on ne connaît pas d'une façon satisfaisante les conditions de détail qui déterminent chaque changement de forme en particulier.

Le lecteur ne s'étonnera donc pas de trouver ici un article si rudimentaire, réduit en somme à son titre, et qui n'est véritablement qu'une fiche indicatrice. Nous estimons cette fiche nécessaire. Les explications que nous avons données, tant dans la Préface de cet ouvrage que dans les pages qui servent d'introduction au Livre III, ont fait comprendre quelle doit être, dans notre pensée, la conception moderne de la Cytologie.

Notre esprit n'est plus satisfait lorsqu'il apprend *comment* sont structurés les cellules et les tissus : il veut savoir *pourquoi* ces structures sont ainsi établies. L'étude mécanique des variations de la forme cellulaire, des raisons qui font s'écarter la cellule de la forme banale d'équilibre et de repos que nous avons décrite à l'article 2 du chapitre I, donnerait à la curiosité scientifique une première satisfaction.

Il n'est pas en notre pouvoir de la lui accorder aujourd'hui : cette étude n'est pas faite. Mais nous avons tenu à placer ici la charpente d'un cadre nécessaire. Nous espérons le voir bientôt remplir, pour peu que les cytologistes ne perdent pas de vue le but de l'histologie, qui doit être l'interprétation mécanique des formes cellulaires, de même que le but de la physiologie générale doit être l'interprétation physico-chimique des substances et des énergies cellulaires.

D'autre part, il n'est pas possible d'envisager les variations de forme indépendamment des mouvements qui les produisent ; et, pour cette raison, il est préférable d'en renvoyer l'examen à l'article suivant, où seront étudiés les principaux modes de manifestation de l'énergie cellulaire.

La question très intéressante de la limitation des formes et des dimensions de la cellule, c'est-à-dire le problème de la division cellulaire, sera aussi l'objet de quelques remarques lorsqu'il sera question des mouvements intracellulaires.

ARTICLE 3. — VARIATIONS DE L'ÉNERGIE CELLULAIRE.

1° RÉCEPTION D'ÉNERGIE PAR LA CELLULE. L' « IRRITABILITÉ » ET LES « EXCITANTS ».

A. **Origine de l'énergie reçue par la cellule.** — Plongée au sein d'un milieu dont les potentiels relatifs aux divers modes d'énergie sont en général différents des siens, et dont la nature se modifie constamment, tant au point de vue matériel qu'au point de vue énergétique, la cellule peut et doit éprouver elle-même des variations concomitantes.

On sait, en effet, que la cellule reçoit constamment de l'énergie du dehors ; on a vu que les aliments lui apportent beaucoup de potentiel chimique, qu'ils ont eux-mêmes tiré de l'énergie lumineuse de la radiation solaire. Les divers modes d'énergie, mécanique, thermique, lumineuse, électrique, produisent dans la matière vivante des changements qui se traduisent par des variations dans la composition et la forme de la cellule, et qui mettent souvent en jeu un dispositif réactionnel particulier dont les caractères ont valu à la cellule d'être considérée comme « irritable », ou « excitable ».

B. **L' « irritabilité ».** — L' « irritabilité », dont les anciens auteurs ont voulu faire une propriété mystérieuse de la cellule, et qui n'a cependant rien de spécial à la matière vivante, n'est autre chose que la propriété de réagir d'une façon visible et souvent très intense aux plus petites actions d'un mode d'énergie quelconque. Lorsqu'on étudie l'irritabilité cellulaire à la lumière des connaissances physico-chimiques, on ne lui trouve que deux caractères particuliers. En premier lieu, une action de nature quelconque et variée produit toujours, de la part de la cellule, le même type de réaction. Ensuite, les effets produits par la réaction de la cellule sont hors de proportion avec l'intensité de l'action excitatrice.

Le premier caractère, la spécificité de la réaction, est le principe dont l'application à la physiologie des organismes complexes a donné la loi de spécificité des organes nerveux et sensoriels. Chacun sait qu'une excitation portant sur l'œil produit toujours une sensation lumineuse. Un éclairement, un choc, une compression, une brûlure, une électrisation, sont toujours perçus par le cerveau sous une même forme de « lumière » ; cela prouve que certaines cellules cérébrales réagissent toujours de la même façon aux excitations transmises par le nerf optique. Le fait est général. Une cellule amiboïde, par exemple, contracte ses pseudopodes dès que ses échanges nutritifs et, par suite, sa tension superficielle sont troublés par l'action d'un excitant, que l'excitant soit un choc, une coupure, une action chimique, une électrolyse, etc. La spécificité de la réaction cellulaire s'explique très simplement, sans la moindre interprétation mystique, par les propriétés physico-chimiques du protoplasma ; on le comprendra mieux après avoir étudié le deuxième caractère de l'irritabilité.

Ce deuxième caractère est le manque de proportionnalité entre l'intensité de l'excitant appliqué à la cellule et l'intensité des phénomènes par lesquels elle réagit. Si l'excitant est faible, il peut ne se produire aucune réaction visible. Ainsi un muscle de Grenouille isolé et disposé sur un myographe

peut être soumis à de faibles courants d'induction sans montrer la moindre contraction. Lorsque l'intensité des courants d'induction augmente, la cellule musculaire commence à réagir, et l'amplitude de la contraction croît beaucoup plus vite que l'intensité de l'excitant. Une expérience facile à réaliser met encore mieux en évidence le défaut de proportionnalité. On prépare un muscle de Grenouille avec son nerf, on fixe le muscle par une de ses extrémités, et on dispose l'autre de telle façon que, par l'intermédiaire d'un fil et d'une poulie, le muscle puisse soulever en se contractant un petit plateau portant des poids. On laisse alors tomber sur l'extrémité du nerf, d'une hauteur de 1 centimètre par exemple, un poids de 1 gramme ; le muscle se contracte, et peut soulever à cette hauteur de 1 centimètre, un poids de 10 grammes et même davantage. Chacun sait enfin que la contraction du muscle cardiaque des Vertébrés est toujours maximale, c'est-à-dire que la cellule cardiaque peut bien ne pas réagir à des excitants un peu faibles, mais dès que l'excitation est arrivée à la valeur limite, la cellule se contracte brusquement en produisant du coup les pleins effets de son action.

Cette propriété est vraiment remarquable. Peut-on se l'expliquer? La chimie connaît une foule de corps, particulièrement des corps endothermiques, c'est-à-dire formés avec absorption de chaleur et capables réciproquement de fournir de la chaleur lors de leur décomposition, dont l'édifice moléculaire est à l'état d'équilibre instable. Les quelques calories nécessaires à un léger échauffement, les quelques ergs mis en jeu par un léger choc, suffisent à ébranler cet édifice instable : toute la masse du corps se décompose brusquement en produisant une chaleur considérable ou un travail énorme. Il y a bien ici disproportion entre l'excitation et ses effets. Ces corps sont des explosifs.

Tout nous porte à croire que les substances cellulaires sont, elles aussi, des explosifs. Leur synthèse a exigé l'absorption d'une certaine quantité d'énergie extérieure, emmagasinée maintenant dans leurs molécules, et si une excitation vient ébranler suffisamment la molécule pour amener sa décomposition, toute cette énergie reparaît, se manifeste sous forme mécanique, thermique, etc., montrant des effets plus considérables en apparence que les causes. Tant que l'ébranlement n'est pas suffisant pour écarter définitivement les atomes de leur position d'équilibre, rien ne se produit : la cellule, celle du cœur par exemple, reste au repos. Mais dès que la perturbation de la molécule est suffisante, toute la provision de substance explosive emmagasinée dans la cellule se détruit en bloc : la cellule se contracte, puis recommence à accumuler de nouveau l'explosif jusqu'à charge suffisante.

La comparaison des molécules de la matière vivante avec celles beaucoup plus simples dont la chimie a déjà pu faire l'étude, permet de comprendre en même temps pourquoi la réaction est toujours spécifique. C'est parce qu'une molécule explosive donnée se décompose toujours suivant le même mode et en fournissant les mêmes produits, quelle que soit la cause de l'ébranlement qui a provoqué sa destruction. La loi physiologique de spécificité n'a rien pour nous surprendre, au contraire.

Dire que la cellule possède l'irritabilité, c'est donc dire seulement qu'elle renferme des substances instables comparables aux explosifs ; il n'y a rien là de spécial à la matière vivante. Si le langage habituel des ouvrages phy-

siologiques nous a forcé d'employer cette expression d' « irritabilité », tout au moins pour l'expliquer, nous devons souhaiter néanmoins la voir disparaître sans retard du vocabulaire scientifique. Il serait à craindre que l'allure anthropomorphiste et vitalistique de ce mot contribuât à entretenir dans les esprits l'erreur anthropomorphiste et vitalistique de ceux qui l'ont créé.

C. **Les « excitants »**. — Ce que l'on désigne sous le nom d' « excitants », ce sont toutes les causes qui apportent un trouble quelconque dans les échanges ordinaires de la cellule ; mais, en pratique, ces troubles ne sont pas toujours assez profonds pour se traduire par des phénomènes sensibles à l'œil. On réserve en général le nom d'excitants aux agents qui produisent des changements de forme ou des mouvements accessibles à nos sens, tandis que les variations chimiques ne le sont généralement pas directement.

Un excitant représente donc une variation brusque dans la quantité d'énergie fournie à la cellule. Cette variation peut résulter de réactions chimiques, aussi beaucoup de substances excitent-elles la cellule mise à leur contact. Elle provient aussi de l'énergie déjà manifestée sous forme mécanique, thermique, lumineuse, électrique. Il y a donc des excitants chimiques, mécaniques, thermiques, électriques. On ne connaît pas jusqu'ici d'excitants magnétiques, car les champs magnétiques et leurs variations paraissent sans action sur les phénomènes cellulaires.

Tous ces excitants se comportent à peu près de la même façon. Lorsqu'on fait croître peu à peu leur intensité à partir de zéro, en soumettant par exemple la cellule à des chocs très légers ou à des courants d'induction très faibles, la cellule ne réagit pas d'abord. C'est seulement lorsque l'intensité de l'excitant a atteint un certain minimum, le « *seuil de l'excitation* », que la cellule manifeste à l'œil l'action qu'elle éprouve. Puis les réactions de l'objet excité croissent avec l'excitation, jusqu'à un certain maximum, que les physiologistes ont coutume d'appeler *optimum*. L'optimum de l'excitation est l'intensité qui produit le plus grand effet possible. A partir de ce moment si l'excitant est encore renforcé, la cellule continue à réagir, mais cette fois les manifestations baissent d'intensité à mesure que croît l'excitant. Enfin il arrive un moment où la cellule ne répond plus à l'excitation et conserve la forme que lui avaient donnée les excitations précédentes : elle est *paralysée*. Si l'action paralysante de l'excitant se prolonge trop longtemps ou prend une valeur trop forte, la cellule peut ne jamais plus revenir à sa forme normale, elle est définitivement modifiée, détruite, *tuée*.

a) *Excitants chimiques*. — Indépendamment de leur action sur l'accroissement de la substance cellulaire lorsqu'ils sont aptes à servir d'aliments, les excitants chimiques modifient les formes cellulaires. La première phase de leur action est généralement un arrêt plus ou moins complet des échanges : on en a vu un exemple dans le cas des Amibes d'une infusion de foin (voir p. 217 et fig. 206), qui se mettent en boule quand on alcalinise l'infusion. On aurait produit le même effet en ajoutant à une goutte de l'infusion, une goutte d'acide chlorhydrique à 1 p. 1000, de chlorure de sodium à 1-2 p. 100, etc. En pareil cas, tous les accidents de la surface cellulaire tendent à disparaître : c'est ainsi que les fins et longs pseudopodes de l'*Actinosphærium* se contractent et rentrent dans la sphère protoplasmique (fig. 207,

p. 216). Dans les exemples cités, l'excitant chimique avait une intensité suffisante pour amener la cellule à la phase de paralysie.

Inversement, il est une foule de cas où le corps cellulaire, d'abord peu actif et contracté, semble se réveiller, s'épanouir, au contact de substances qui favorisent ses échanges. Une plasmodie de *Didymium* ou d'un autre Myxomycète, placée dans un petit matras plein d'eau privée d'air par l'ébullition et renversé sur le mercure, reste immobile; mais dès que l'on introduit dans le matras une bulle d'oxygène, on voit la plasmodie s'étaler, émettre des pseudopodes, se mouvoir (Kühne). De même, en prenant un vase d'eau de mer garni à sa surface de Noctiluques au repos, c'est-à-dire non lumineuses, et en versant doucement une goutte de solution concentrée de sel marin, de sucre, etc., on voit les Noctiluques se mettre à briller à mesure que s'étend le cercle de diffusion de la substance (Massart).

Les substances qui produisent une contraction des pseudopodes exercent aussi une influence très grande sur le mouvement des cils vibratiles et des flagellums. Ce mouvement est fort accéléré par une foule de produits, acides, alcalis, sels, beaucoup de produits organiques, etc.; on voit alors les Infusoires ciliés, par exemple, tourbillonner avec une activité inouïe dans le champ du microscope.

Les éléments cellulaires spécialement disposés pour l'exercice de la contractilité sont également sensibles aux excitants chimiques : là où une Amibe se met en boule, où une Paramécie affole son mouvement, une Vorticelle contracte l'élégant filament myoïdal qui lui sert de support et qui prend l'aspect d'un ressort à boudin. Un muscle de Grenouille isolé de l'animal, tendu sur un myographe, exécute une série de contractions rythmiques lorsqu'on l'expose aux vapeurs d'ammoniaque ou de divers autres corps.

Parmi les excitants chimiques, on doit faire une place à part à toute une série de corps dont l'action aboutit très vite à la phase paralytique, mais qui, maniés avec précaution, ne détruisent pas la cellule et la laissent reprendre ses fonctions normales lorsqu'ils sont éliminés. Ce sont les *anesthésiques* : alcool, éther, chloroforme, chlorure d'éthyle, chloral, etc., plus un certain nombre d'alcaloïdes dits narcotiques en raison de leur action anesthésiante sur le système nerveux.

Les anesthésiques suspendent tout ou partie de l'activité chimique du protoplasma. On sait depuis les travaux de Claude Bernard que l'eau chloroformée empêche la fermentation alcoolique du sucre par la levure de bière; celle-ci n'est point tuée, car elle reprend ses fonctions dès que l'exposition à l'air libre a laissé évaporer le chloroforme. Les Algues vertes de nos mares, les Spirogyres par exemple, introduites sous une cloche pleine d'eau chargée d'acide carbonique, et exposées au soleil, dégagent de l'oxygène : elles ne le font point si l'eau est chloroformée. Les graines placées sur une éponge humide, dans une éprouvette traversée par un courant d'air pur, ne tardent pas à germer, tandis qu'elles demeurent inertes dans une éprouvette voisine traversée par un courant d'air chargé de vapeurs chloroformiques (Cl. Bernard).

Sous l'action des anesthésiques, et par suite de la suspension des échanges, la forme se modifie et tend à devenir sphérique. Ainsi les Amibes

se mettent en boule, les Rhizopodes rétractent leurs pseudopodes, qui deviennent variqueux et prennent l'aspect de chapelets de petites gouttes en voie de rétrogradation vers la masse principale. On observe cette image typique par exemple chez l'*Amphistegina Lessonii* soumise à la narcose chloroformique (fig. 220).

Les neurones cérébraux des animaux soumis à une longue narcose et tués ensuite présentent, le long de leurs dendrites, des varicosités analogues (Demoor), révélant ici encore la suspension de l'activité chimique et la tendance du protoplasma à la forme globulaire.

Les anesthésiques entravent les mouvements cellulaires. La quinine

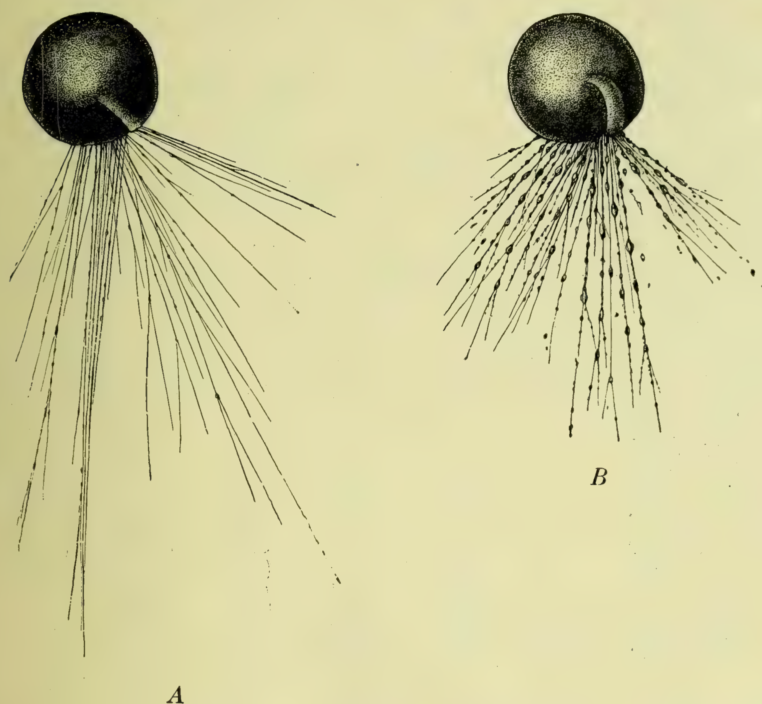


Fig. 220. — *Amphistegina Lessonii.*
A, à l'état normal. — B, à l'état de narcose chloroformique. D'après Verworn.

arrête les mouvements des leucocytes (Binz). Le chloral, le chloroforme, arrêtent les cils vibratiles des Infusoires et les flagellums des spermatozoïdes (Engelmann). Les Stentors ne peuvent plus exécuter à l'aide de leurs filaments musculaires (myonèmes) les mouvements de contraction et d'expansion habituels (Verworn). Les Diatomées, les Desmidiées, les Oscillariées, qui présentent certains mouvements de glissement attribués à des phénomènes sécrétoires, sont privés de ces mouvements par les anesthésiques. Ceux-ci peuvent même modifier les conditions des échanges osmotiques à travers la membrane, ainsi que le montre l'exemple classique des Sensitives. On sait que le *Mimosa pudica*, si l'on vient à le toucher légèrement, replie ses folioles, et on attribue ce phénomène à une modification rapide du turgor d'un groupe de cellules formant une sorte de coussinet à la base des folioles.

Claude Bernard a montré que le *Mimosa* placé sous une cloche avec un petit tampon imbibé d'éther reste désormais insensible aux ébranlements.

Enfin, les anesthésiques suspendent aussi les phénomènes par lesquels se produit la division cellulaire. En plaçant, pendant un temps qui variait de quelques minutes à plusieurs heures, des œufs d'Oursins dans une solution de chloral à 2-5 p. 1000, les frères Hertwig ont vu s'arrêter la segmentation de l'embryon ; les masses nucléaires étaient fixées dans la forme qu'elles avaient au moment de l'immersion. Pour obtenir le développement ultérieur de l'embryon, il suffisait de replacer les œufs dans l'eau et d'attendre que le chloral dont ils étaient imprégnés fût éliminé par diffusion.

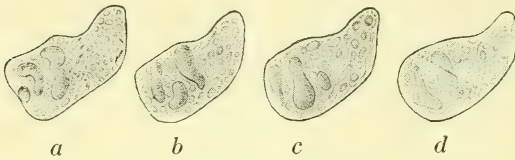


Fig. 221. — *Leucocyte de Grenouille en narcose chloroformique.* Le protoplasma est paralysé, le noyau présente encore des mouvements amiboïdes. — *a*, *b*, *c*, *d*, aspects successifs du noyau. D'après Demoor.

Il faut savoir enfin que l'action des anesthésiques n'est pas la même sur toutes les parties de la cellule. Le noyau s'y montre beaucoup moins sensible que le cytoplasme. Il est un certain nombre de cellules, les leucocytes par exemple, où le noyau subit pour son compte des déformations et des mouvements amiboïdes au sein du cytoplasme. Ces mouvements peuvent persister pendant longtemps malgré une narcose chloroformique suffisante pour arrêter complètement les mouvements du cytoplasme (fig. 221).

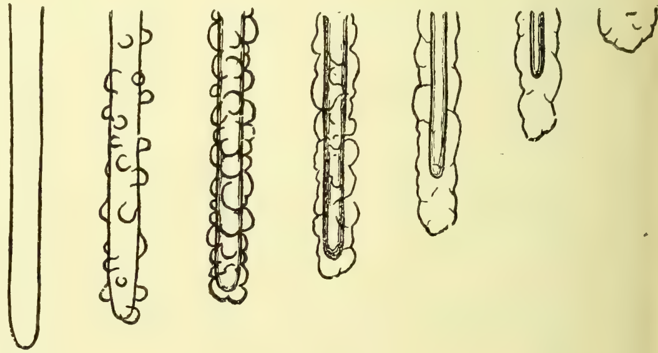


Fig. 222. — *Pseudopode de* Difflugia lobostoma, *après un fort ébranlement.* Stades successifs de rétraction. D'après Verworn.

b) Excitants mécaniques. — Les chocs, les pressions, les ébranlements divers peuvent apporter des modifications dans les échanges cellulaires. C'est ainsi que les pseudopodes d'*Actinosphærium*, s'ils sont heurtés un peu fortement par un Infusoire, émettent soudain une sécrétion visqueuse qui retient l'Infusoire collé au pseudopode et permet à l'Héliozoaire de digérer sa proie. Inversement, la sécrétion visqueuse habituelle des Oscillaires, des Diatomées, des Desmidiées, qui permet à ces organismes un glissement continu, s'arrête sous l'influence des chocs, et les organismes ne progressent plus.

C'est surtout dans leurs conséquences, au point de vue des formes et des mouvements, qu'on remarque les troubles apportés par les excitations méca-

niques à la vie de la cellule. Un Amibe soumis à une série de secousses, placé par exemple sur un diapason vibrant, se contracte. Un *Actinosphærium* rentre ses pseudopodes. Les Difflugies possèdent à l'ordinaire deux ou trois pseudopodes épais et cylindriques ; l'excitation mécanique tend à leur donner la forme sphérique, et on voit, à la suite d'un fort ébranlement, ces pseudopodes devenir variqueux en même temps qu'ils se raccourcissent et se rétractent vers le corps protoplasmique (fig. 222).

Ce rassemblement du protoplasma pseudopodique en gouttelettes refluant dans la direction centripète est d'ailleurs un phénomène assez répandu ; les Radiolaires, tels qu'*Orbitolites*, en présentent des exemples très frappants (fig. 223).

Le mouvement des cils vibratiles est influencé par les excitations méca-

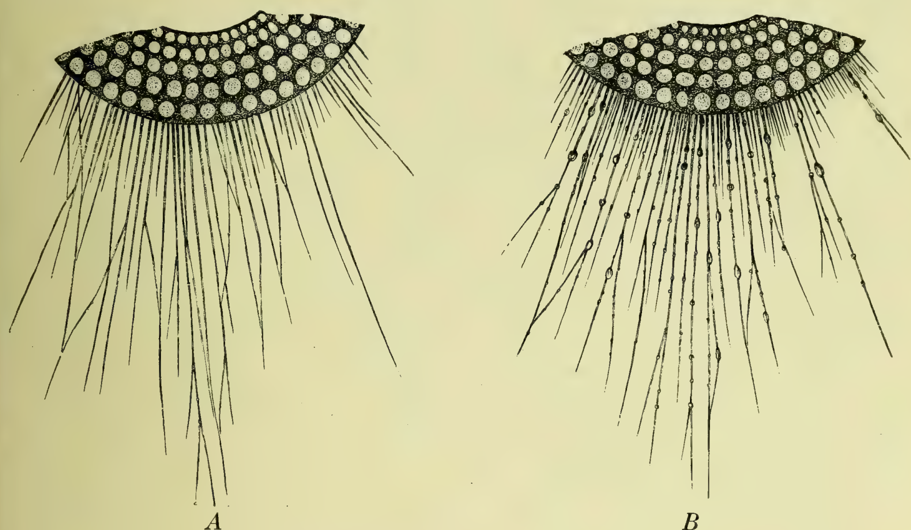


FIG. 223. — *Portion d'Orbitolites avec ses pseudopodes filiformes.*
A, à l'état normal. — B, excité par de très fortes secousses. D'après VERWORN.

niques ; en imprimant des chocs légers et brusques à une lamelle portant des Infusoires ciliés, on voit ceux-ci accélérer momentanément leurs mouvements et faire des bonds. S'il s'agit de Flagellés, chaque choc détermine un fort battement du flagellum et par conséquent ici encore un bond de la cellule.

La contractilité des formations musculaires de toute nature est excitée par les ébranlements, qu'il s'agisse des filaments myoïdaux (myonèmes) des Stentors, du filament spiral des Vorticelles, ou des véritables fibrilles du muscle strié des Vertébrés. Chacun sait qu'un coup brusque porté sur un muscle détermine sa contraction, même si on a eu soin d'éliminer par la curarisation l'influence des plaques nerveuses motrices.

Un exemple bien frappant de l'excitation mécanique est celui des Sensitives ; le moindre attouchement portant sur une foliole de *Mimosa* se propage aux voisines et détermine le rabattement successif des folioles les unes contre les autres ; ce phénomène est attribué à la variation brusque de la tension osmotique dans les cellules placées à la base des folioles.

Enfin, les manifestations les plus diverses de l'activité des cellules peuvent être influencées par les chocs, par exemple la luminosité. Si des Noctiluques ou d'autres organismes phosphorescents de l'eau de mer sont placés dans un bocal, il suffit d'agiter légèrement avec une baguette pour provoquer des lueurs qui cessent en même temps que l'ébranlement. Ainsi s'explique le gracieux phénomène de la phosphorescence de la mer, où le brusque passage d'un navire crée un sillage lumineux par l'excitation du plankton phosphorescent.

c) *Excitants thermiques.* — La température, c'est-à-dire le potentiel thermique, est certainement la condition qui influence le plus visiblement les échanges de matière et, en général, toute l'activité du protoplasme. L'excitant thermique est en même temps celui qui montre le plus nettement l'optimum de l'excitation. Par de basses températures, la vie des cellules est très ralentie, peut même paraître nulle ; puis, quand la température s'élève, l'activité s'accroît en même temps jusqu'à son maximum. Les fermentations produites par les bactéries, les levures, les champignons, etc., sont dans une dépendance étroite vis-à-vis de la température, et ces organismes ne se cultivent bien qu'entre des limites déterminées.

Les organismes complexes y sont aussi sensibles. Les animaux poïkilothermes, dits « à sang froid », sont engourdis aux basses températures, et ne commencent à manifester leur activité que si on les réchauffe, en même temps que s'accroît leur consommation d'oxygène. Les homéothermes, animaux « à sang chaud », tels que les Mammifères, sont encore beaucoup plus délicats vis-à-vis des conditions thermiques ; bien que l'animal, considéré dans son ensemble, puisse s'accommoder de températures extérieures assez variables, les cellules ne peuvent cependant pas les supporter ; il faut qu'un jeu de régulation de l'organisme entier maintienne leur température aux environs de 38° ; un abaissement ou une élévation de 2 ou 3 degrés seulement amène infailliblement la mort. Il est évident que les températures de l'optimum, de même que les limites extrêmes supportables par chaque cellule, varient considérablement avec l'espèce cellulaire. Il ne saurait être question d'en entreprendre une énumération. Il est très facile d'étudier l'optimum chez les cellules libres, les Infusoires par exemple, en disposant la goutte qui les contient sur une platine chauffante et en observant leur état d'agitation plus ou moins vive.

Étant donnée l'intensité des effets produits par les variations dans l'apport de chaleur aux cellules, il ne faut pas s'étonner de rencontrer souvent des phénomènes de paralysie causés par une excitation trop forte. Les Amibes soumises à une température de 35° se contractent fortement en boule (Kühne) ; il en est de même des Rhizopodes radiés, tels que *Actinosphærium*, *Orbitolites*, etc. (Verworn). Bien mieux, les divers territoires protoplasmiques intracellulaires présentent des phénomènes analogues, et Kühne a montré depuis longtemps que les trabécules où circule le protoplasma entre les grandes vacuoles des poils staminaux de *Tradescantia*, se contractent fortement et deviennent des chapelets de sphères lorsqu'on chauffe la cellule à 45°, absolument comme si on la soumettait à une forte électrisation (fig. 224).

d) *Excitants lumineux.* — Parmi les échanges de matières déterminés

par l'énergie lumineuse, il faut avant tout citer la synthèse chlorophyllienne, dont nous avons déjà parlé, et qui est sans doute en quantité le phénomène le plus important de toute la matière vivante.

Mais le protoplasma vert n'est pas le seul capable d'être excité par la lumière. L'appareil visuel des divers animaux, avec toutes les complications qu'il comporte et toutes les cellules qui le constituent, est éminemment excitable par la lumière. Chez les animaux privés d'yeux et à tégument dépigmenté, comme le *Proteus anguineus* des cavernes, la peau tout entière est sensible à l'excitation lumineuse.

Parmi les Protozoaires, il en est beaucoup qui ne manifestent aucune sensibilité envers ce mode d'énergie. Mais, par contre, quelques espèces montrent des phénomènes remarquables. C'est ainsi qu'une sorte de grosse Amibe massive, *Pelomyxa palustris*, qui rampe lentement dans une préparation, se contracte subitement sous forme sphérique si on l'éclaire brusquement (ENGELMANN). Le *Bacterium photometricum* (ENGELMANN) se meut rapidement par le battement de ses fouets vibratiles tant qu'il est éclairé; il s'arrête à l'obscurité, et reprend son mouvement si on lui rend la lumière.

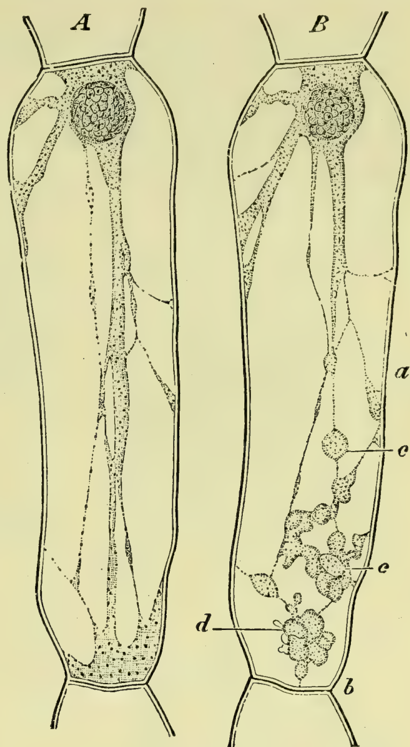


FIG. 224. — *Cellules d'un poil staminal de* Tradescantia.

A, avec courant protoplasmique normal. — B, après une forte excitation : les trabécules protoplasmiques se sont contractés en pelotons globulaires. D'après KÜHNE.

Dans l'étude de ces phénomènes et d'autres semblables, l'emploi d'écrans convenablement choisis a permis d'éliminer l'action possible des radiations calorifiques, et d'établir en même temps quelles sont les plages du spectre lumineux les plus actives au point de vue de l'excitation. Ces régions spectrales diffèrent avec les objets excités.

e) *Excitants électriques*. — Les cellules réagissent lorsqu'on les soumet à des courants électriques même faibles. Un *Actinosphærium*, par exemple, placé dans une petite cuve à électrolyte construite sur un porte-objet de microscope, se contracte du côté de l'anode et de la cathode lorsqu'on ferme le courant, du côté de la cathode seulement lorsqu'on ouvre le circuit (KÜHNE). Si le courant passe pendant longtemps, ou prend une intensité un peu forte, le protoplasma subit une dégénérescence granuleuse et se désagrège en commençant du côté de l'anode. Chez les *Orbitolites*, *Amphistegina*, etc., dont les pseudopodes sont étalés d'abord en tous sens, ceux qui sont dirigés vers l'anode se contractent fortement et deviennent moniliformes, ceux qui regardent la cathode se contractent moins, les pseudopodes trans-

versaux ne se modifient pas, quand on ferme le circuit. A l'ouverture du circuit, les pseudopodes se contractent seulement du côté de la cathode (VERWORN).

Le phénomène de l'excitation différente de la cellule aux deux pôles du courant se montre très nettement chez les Amibes. L'*Amœba proteus* est en temps ordinaire découpée en une masse radiée de pseudopodes gros et courts ; mais dès qu'on fait passer dans la goutte qui contient l'Amibe un courant constant, on voit l'Amibe s'allonger dans une seule direction, en prenant la forme typique de l'*Amœba limax* (fig. 225). Du côté de l'anode, le protoplasma, surtout la couche exoplasmique, se rétracte fortement, tandis que vers la cathode l'exoplasma hyalin s'épanouit en un large lobe. En même temps, l'Amibe se met en mouvement et glisse vers la cathode. Si on

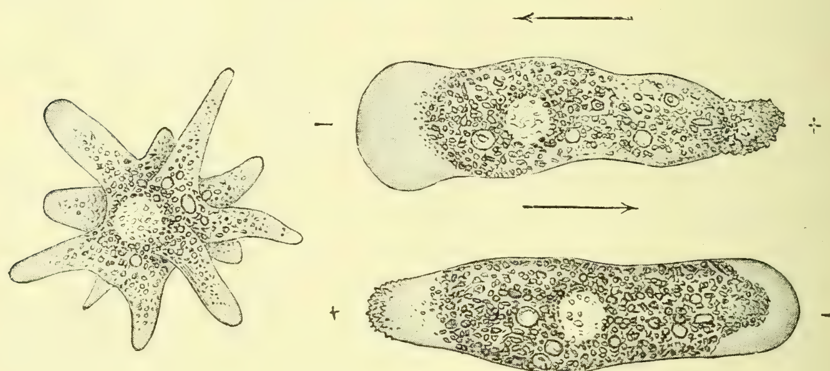


FIG. 225. — *Amœba proteus.*
A gauche, forme ordinaire non excitée. A droite, excitation par un courant constant, avec le sens des phénomènes suivant le sens du courant. D'après VERWORN.

vient à renverser brusquement le sens du courant, la structure de l'Amibe change également de sens : l'exoplasma hyalin se reporte vers la nouvelle cathode, et la cellule se meut vers cette nouvelle cathode (VERWORN).

L'excitation galvanique agit aussi sur les cellules glandulaires ; on sait que l'électrisation de certaines glandes détermine une abondante sécrétion. Ici encore il y a des phénomènes de polarité manifeste par rapport au sens du courant. LOEB l'a montré, par exemple, chez un Batracien d'Amérique, l'*Amblystoma*, dont la peau noire est semée de petites glandes apparaissant comme des points blanchâtres lorsqu'elles sont en activité sécrétoire. Le passage du courant constant détermine la sécrétion des glandes cutanées, exclusivement dans la région avoisinant l'anode, et cela que l'excitation porte sur le corps entier ou sur un tronçon coupé (fig. 226).

Le mouvement vibratoire des cils et des flagellums est influencé par le courant électrique ; l'orientation même des cils chez les Paramécies est modifiée suivant que l'animal se tourne vers l'anode ou vers la cathode.

Enfin l'action du courant électrique, et surtout de ses variations brusques, sur la contractilité musculaire, est bien connue, de même que son action excitatrice sur la cellule nerveuse. L'application de l'excitant électrique, sous forme de brusques courants d'induction, aux muscles et aux nerfs, a

été l'une des méthodes de prédilection de la physiologie ; l'électro-physiologie de la cellule musculaire et de la cellule nerveuse ne saurait trouver place ici.

2° MANIFESTATION D'ÉNERGIE PAR LA CELLULE

A. **Manifestation d'énergie mécanique. Les tactismes.** — La cellule ne se borne pas à recevoir de l'énergie du milieu extérieur et à la transmettre sous la forme même où elle l'a reçue. La cellule est un transformateur d'énergie, capable de ramener à un même mode de manifestations énergétiques tout ce qui lui arrive par des modes variés, et inversement capable

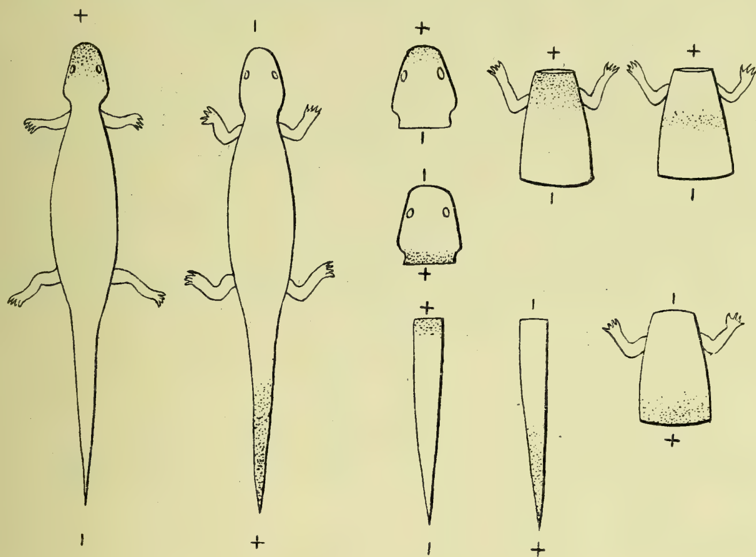


Fig. 276.— *Amulystoma.*
Sécrétion des glandes cutanées dans la région de l'anode. D'après Loeb.

de traduire par des modes multiples l'énergie qui lui est apportée sous une forme déterminée

Ces manifestations multiples de l'énergétique cellulaire peuvent se produire sous toutes les formes connues des physiciens : mouvements, chaleur, lumière, électricité. Mais les plus frappantes, celles qui tombent immédiatement sous nos sens et peuvent être constatées partout, sont les manifestations mécaniques, les mouvements de la cellule. On peut étudier ces mouvements sous deux points de vue successifs : d'abord la production même de ces mouvements, indépendamment de leur situation dans l'espace, et en second lieu l'orientation et la direction des mouvements.

a) *Production des mouvements de la cellule.* — Les mouvements de la cellule peuvent affecter celle-ci de façon différente, et reconnaître des causes d'une importance plus ou moins grande relativement à la vie même de l'organisme, suivant qu'ils portent en bloc sur l'ensemble du corps cellulaire,

ou qu'ils affectent individuellement telle ou telle des parties structurales d la cellule. Il faut donc considérer successivement les mouvements totaux ou externes, et les mouvements internes.

α) *Mouvements externes ou totaux de la cellule.* — Bien que tous ces mouvements dérivent d'une seule et même cause, qui n'est autre que la variation de la tension superficielle sous l'influence des réactions chimiques et des divers phénomènes physiques affectant la surface cellulaire, bien qu'on puisse en même temps concevoir une foule de mouvements reliés entre eux par des transitions graduelles, l'attention des cytologistes a été attirée surtout par trois types du mouvement : le mouvement amiboïde, le mouvement vibratile (flagellaire ou ciliaire) et le mouvement contractile ou musculaire.

Le *mouvement amiboïde* est caractérisé par une série de déformations superficielles, par l'extension et la rétraction alternative de pseudopodes. Dans une direction donnée, les extensions et les rétractions ne se compensent pas exactement, de sorte que la cellule ne se borne pas à se déformer sur place, mais se trouve entraînée par un mouvement de reptation qui la transporte incessamment en bloc. Le mouvement des Rhizopodes, des leucocytes, etc., est trop connu, il en a été déjà question trop souvent, pour qu'il convienne d'en recommencer ici la description. Mieux vaut faire comprendre comment le mouvement amiboïde peut s'expliquer très facilement par des considérations physico-chimiques fort simples. Il suffit de se reporter à ce qui a été dit des forces de tension superficielle à propos de la forme cellulaire (Livre III, chapitre Ier, article 2).

Une cellule quelconque, qu'elle soit libre et isolée comme une Amibe, ou qu'elle fasse partie d'un organisme compliqué, ne se trouve pour ainsi dire jamais en contact avec un milieu parfaitement homogène et identique à lui-même en toutes ses parties. Le serait-il à un moment donné, que les irrégularités mêmes de la cellule, et les irrégularités topographiques d'échanges aux divers points de la surface qui en sont la conséquence, détruiraient bien vite cette symétrie momentanée.

Or on se rappelle que la valeur de la tension superficielle en un point donné de la surface d'une cellule, et à un instant donné, se trouve déterminée par plusieurs conditions, dont les plus essentielles sont les potentiels électrique et thermique de la surface, en même temps que les compositions chimiques de l'exoplasma et du milieu en contact. Chaque fois que ces conditions changent, la surface se modifie : la tension vient-elle à diminuer, la surface tend à augmenter, le protoplasma tend à s'épanouir, et la cellule, comme on dit, « émet un pseudopode ». La tension augmente-t-elle, aussitôt la surface tend à diminuer, à devenir une sphère aussi petite que possible, la cellule « rentre son pseudopode ». Ainsi s'explique le jeu des pseudopodes ; comme les expansions et les rétractions ne s'équilibrent généralement pas de tous les côtés, la cellule se déplace.

Le *mouvement vibratile* se distingue du mouvement amiboïde en ce que la cellule qui le montre possède des organes spécialement différenciés, sur lesquels se font sentir de préférence les variations de contractilité. Que la cellule possède seulement un ou deux grands flagellums, comme les Infusoires flagellés, les anthérozoïdes de certaines plantes, les spermatozoïdes de

beaucoup d'animaux, ou bien qu'elle soit munie de nombreux cils vibratiles, le principe du mouvement est toujours le même.

Supposons que dans un plan passant par le flagellum, le liquide baignant les deux côtés du flagellum n'ait pas exactement la même composition. La tension superficielle sera plus forte d'un côté du flagellum que de l'autre, et l'organe vibratile s'incurvera, tournant sa concavité du côté des plus petites tensions. Un instant après, par suite des échanges matériels de la cellule, la différence des tensions peut changer de sens, et le flagellum va s'incurver de l'autre côté. Il résulte de là une alternance de battements dont la réaction mécanique sur le liquide ambiant déplace la cellule, absolument comme le mouvement d'une rame ou d'une godille pousse un bateau. Dans un long flagellum, on conçoit très bien que la différence des tensions superficielles entre deux côtés ne soit pas de même sens sur toute la longueur, et que le flagellum se meuve par parties; c'est ce qui se passe en effet généralement,

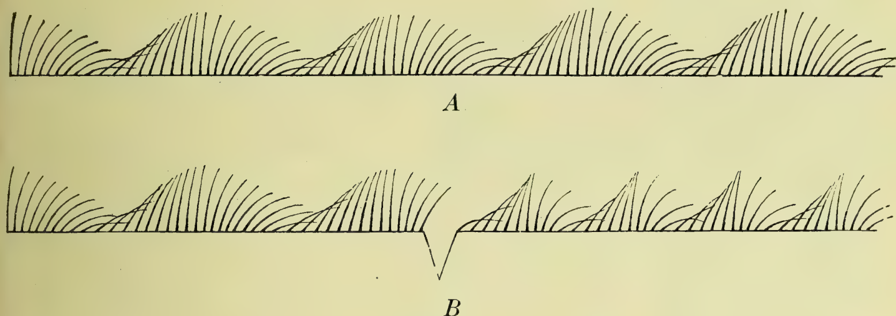


Fig. 227.
A, rangée de cils vibratiles battant avec un métachronisme régulier. — B, rangée de cils interrompue en son milieu : chaque moitié bat avec un rythme propre. D'après Verworn.

et le flagellum, au lieu d'osciller tout d'une pièce, montre des ondulations analogues à celles d'une anguille qui nage.

La même explication peut s'appliquer à chacun des petits cils vibratiles qui tapissent tout ou partie de certaines cellules, si on les considère individuellement; ces petits cils battent ordinairement d'une seule pièce, leur longueur n'étant pas suffisante pour qu'on y puisse trouver des régions successives bien différentes au point de vue de la tension superficielle.

Il faut faire à leur sujet une curieuse remarque. Lorsqu'un grand nombre de cellules à cils vibratiles se trouvent groupées, ainsi qu'il arrive dans beaucoup d'épithéliums, l'amplitude et la durée du battement de chaque cil ne sont pas quelconques : elles sont rigoureusement identiques dans toute la région. De plus, les battements ne commencent pas à un instant quelconque, ni tous ensemble, mais chacun est réglé sur celui des cils voisins. En suivant une rangée de cellules, on voit que chaque cil commence son battement un peu après le cil précédent, de sorte que, à chaque instant, les positions des cils successifs dans l'espace représentent toutes les phases successives d'un seul battement. Et l'on voit cette figure aux zones alternativement couchées ou dressées, se transporter en ondes parallèles, comme des rafales de vent balançant les épis d'un champ de blé. La figure 227 A

représente une image instantanée montrant le métachronisme régulier des battements d'une rangée de cils vibratiles. Ce métachronisme ne subsiste que si la continuité protoplasmique existe elle-même et si le rythme peut se propager sans avoir à franchir aucun espace libre. Vient-on au contraire à interrompre cette continuité, par exemple en pratiquant une coupure sur le péristome d'un Infusoire cilié tel qu'un *Spirostomum* (fig. 227, B), chaque moitié en elle-même continue à battre métachroniquement pour son propre compte, mais les deux moitiés ne sont pas accordées entre elles.

Comment expliquer le métachronisme des battements ? Il serait bien difficile de se lancer actuellement dans une analyse pour laquelle manquerait la connaissance de beaucoup de conditions du phénomène ; tout au plus pourrait-on penser qu'une certaine périodicité des échanges, et par suite des modifications superficielles, ne serait pas étrangère à la périodicité des battements.

Le *mouvement contractile* ou *musculaire* n'est lui aussi qu'un cas particulier des déformations de la cellule sous l'action des variations de la constante capillaire. Il se distingue d'abord par son intensité, qui peut produire des effets mécaniques considérables lors de la réunion d'un grand nombre de cellules musculaires, et ensuite par ce fait que la configuration des cellules musculaires rend beaucoup plus appréciable la phase de contraction que celle d'expansion.

Il existe toute une série de types de cellules musculaires, dont on trouvera la description au Livre VI, qui leur est spécialement consacré. De ces types, on ne considérera ici que les deux extrêmes, la fibre lisse relativement peu allongée, et la fibre striée très longue et très compliquée des Vertébrés.

La fibre musculaire lisse est une cellule remarquable par son allongement dans une direction constante déterminée par les conditions anatomiques du tissu dont elle fait partie. La substance est bien étirée en minces colonnettes ou fibrilles parallèles, mais ces fibrilles sont ininterrompues d'une extrémité à l'autre, et chacune peut être considérée comme formant un tout unique. La composition de la surface de ces fibrilles vient-elle à varier, par des réactions chimiques, par des excitations mécaniques ou électriques, ou enfin par l'action des terminaisons nerveuses, et à varier dans un sens tel que la tension superficielle augmente, alors les fibrilles tendent à devenir sphériques, la fibre-cellule se raccourcit et rapproche ses points d'insertion. La tension superficielle vient-elle à diminuer au contraire, la surface peut s'accroître, mais rien n'oblige la cellule à se déformer dans une direction plutôt que dans une autre. La cellule étendue et qui se contracte ne peut que rapprocher ses extrémités ; la cellule contractée et qui tend à se relâcher n'est pas du tout forcée d'éloigner ses extrémités.

De là découle l'explication naturelle d'un fait constaté depuis longtemps par les physiologistes, non sans une certaine surprise : le muscle ne fonctionne que dans un sens et n'est pas réversible : pour qu'il puisse se contracter « activement », il faut d'abord qu'il ait été au préalable étendu « passivement » par le jeu d'un mécanisme antagoniste. Cela résulte tout

simplement de ce qu'une surface qui diminue n'a qu'*un seul minimum* possible, la sphère, tandis qu'une surface qui augmente peut prendre indifféremment une infinité de formes, sans qu'aucune soit privilégiée. L'explication s'applique tout aussi bien au muscle strié, sur lequel on a constaté d'abord le phénomène, mais dont la structure complexe exige une description spéciale.

On ne saurait entrer ici cependant dans de longs détails sur la structure morphologique de la fibre musculaire striée. Une partie de cet ouvrage lui est consacrée, et le lecteur pourra, après la lecture du Livre VI, comprendre plus aisément ce que nous allons dire. La cellule musculaire striée est une cellule très allongée, multinucléaire, dont le protoplasma est pour la plus grande partie différencié en fibrilles parallèles. Chacune de ces fibrilles est elle-même formée par l'empilement d'une série de petits articles situés tous au même niveau dans les fibrilles voisines, ce qui donne à l'ensemble un aspect strié. Pour schématiser plus commodément la contraction musculaire, nous nous bornerons à considérer trois espèces seulement d'articles superposés : si l'on devait en admettre un plus grand nombre, l'interprétation se compliquerait seulement un peu, mais resterait au fond la même.

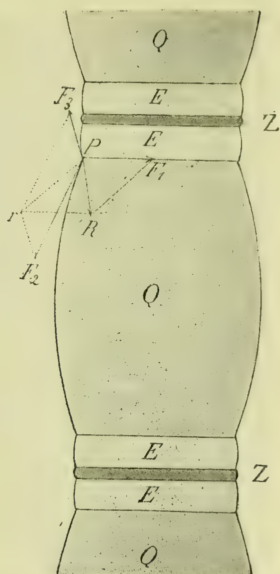


Fig. 228. — *Schéma des forces capillaires agissant sur un disque sombre d'une fibre musculaire striée.*

Bien des théories ont été proposées pour expliquer la contraction du muscle strié. Les unes sont enfantines, appliquant à des phénomènes très complexes et très délicats de grossières comparaisons mécaniques ; d'autres, plus soucieuses de mots que d'idées, ne font guère que poser le problème sans en aborder la solution. L'insuffisance de toutes ces théories vient précisément de ce que nous ignorons la nature de l'action des nerfs sur la cellule musculaire, action encore énigmatique, désignée communément sous le nom d' « influx nerveux », et qui est l'excitant habituel de la contractilité. Nous savons bien que la cellule musculaire transforme en énergie mécanique quelque chose d'autre, mais nous ignorons ce qu'est ce « quelque chose » ; nous ne savons pas sous quelle forme l'énergie est apportée au transformateur, comment pourrions-nous saisir le mécanisme de la transformation ?

Aussi nous bornerons-nous à des considérations qui pourront s'appliquer à tous les modes d'énergie, et qui supposent seulement un changement dans les potentiels des surfaces, sans préjuger quoi que ce soit sur la nature de ces potentiels. Nous ferons appel, une fois de plus, aux phénomènes de la tension superficielle, et nous exposerons, en le complétant, un schéma (fig. 228) de la contraction musculaire proposé par Imbert.

Considérons un ensemble formé d'un disque Q de substance sombre,

cloisonné ou non en son milieu, entouré de deux disques clairs E, E, et enfin de deux cloisons Z, Z, limitant un élément musculaire complet, tel qu'on peut l'observer par exemple chez les Arthropodes (voir fig. 369). En un point P du cercle suivant lequel se rencontrent la substance Q, la substance E et le sarcoplasme extérieur, existent trois tensions superficielles, l'une F_1 relative au contact de la substance Q avec la substance E, l'autre F_2 au contact de la substance Q avec le sarcoplasme, la troisième F_3 relative au contact de la substance E avec le sarcoplasme. Comme le disque Q paraît posséder une consistance plus visqueuse que celle de E, la force F_2 est supérieure à F_3, et il en résulte que la résultante R de ces trois forces est dirigée vers l'intérieur du disque Q. Tout le long du cercle de contact règnent des forces R analogues, dirigées vers Q, et sur la face opposée du disque Q, les forces R sont également dirigées vers l'intérieur de Q.

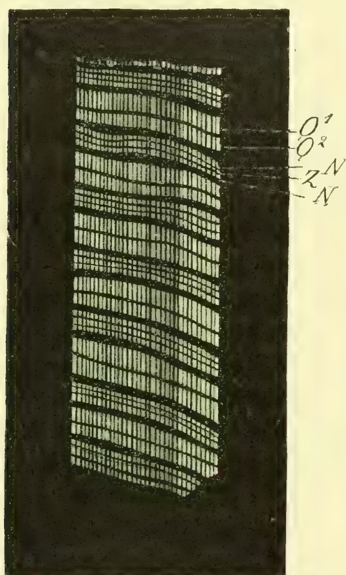


Fig. 229. — *Fibre musculaire de* Lucanus cervus *vue en lumière polarisée.*

Les disques Q_1, Q_2, N, Z, rétablissent la lumière ; les autres restent obscurs. D'après Rollet.

Toutes ces forces concordent donc pour contracter l'article Q. Comment celui-ci peut-il rester en équilibre ? C'est que ces forces centripètes sont contrebalancées par d'autres forces, centrifuges celles-ci, résultant de la cohésion, c'est-à-dire de l'attraction du disque Q pour le disque E. Et si l'on considère toute une file de ces articles, par exemple une fibre musculaire insérée en deux points du squelette osseux ou aponévrotique d'un Vertébré, ce sont en dernière analyse ces deux points qui supportent tout l'effort permanent des disques Q, et qui maintiennent l'extension passive du muscle.

Voilà la cause du « tonus musculaire » des physiologistes ; c'est grâce à elle que le muscle séparé de ses insertions se rétracte un peu sans qu'aucune excitation intervienne.

L'état de tension continuelle de la fibrille musculaire suivant une direction privilégiée, qui est celle de la fibre elle-même, est rendu bien manifeste par l'observation du tissu musculaire au microscope polarisant. On sait que si un milieu quelconque se trouve soumis à une tension inégale dans les différentes directions, la cohésion des molécules n'y est pas la même dans toutes ces directions, et la propagation d'un ébranlement s'y fait avec des vitesses variables. Si la lumière traverse un tel milieu, l'étude mécanique des vibrations lumineuses a montré que l'onde se dédouble et le corps est biréfringent. Il en résulte certains phénomènes particuliers, tels que le rétablissement de la lumière dans le champ du microscope obscurci par le croisement des nicols à angle droit, ou la variation de teinte d'une plaque de quartz interposée.

Engelmann, Rollet, etc., ont constaté ces phénomènes sur le tissu musculaire (fig. 229).

Ils ont montré que certains articles musculaires, le disque Q en particulier, se comportent optiquement comme des corps uniaxes, c'est-à-dire à tension particulière dans *une* certaine direction, et que cette direction coïncide précisément avec l'axe de la fibre musculaire.

Supposons maintenant qu'une excitation quelconque, appliquée directement ou transmise par l'intermédiaire des nerfs, vienne modifier le potentiel thermique, le potentiel électrique, ou la composition chimique des différents disques musculaires. Ces différentes modifications peuvent en fait se produire : on a cherché bien des fois une analogie possible entre les phénomènes électriques et l'influx nerveux ; on peut concevoir aussi que les quantités de chaleur absorbées ou dégagées pour des réactions chimiques changent le potentiel thermique des disques ; on est en droit de faire appel enfin à des variations importantes dans leur composition, puisque des échanges de matières, souvent assez considérables pour se manifester à l'œil, se produisent dans la contraction musculaire (voir Livre VI). La fibrille musculaire fonctionne alors comme moteur électro-capillaire, ou thermo-capillaire, ou chimio-capillaire.

Si les tensions capillaires varient dans un sens tel que la résultante R augmente, l'équilibre est détruit, les deux bases de chaque disque Q se rapprochent, et la traction transmise tout le long de la file aboutit aux insertions. Si, au contraire, la variation des tensions capillaires a pour résultat une diminution de la résultante R, le disque Q *peut* se relâcher, le tonus musculaire diminue, la fibre *peut* laisser s'écarter ses insertions si celles-ci sont sollicitées d'autre part, mais il n'y a aucune raison pour que la fibre s'allonge dans le sens de sa longueur et pour qu'elle écarte activement ses insertions. Voilà pourquoi la fibre striée, comme la fibre lisse, ne fonctionne que dans le sens de la contraction, sans montrer de phénomènes expansifs particuliers. La fibre striée, en raison de l'énorme multiplication des surfaces, est seulement un moteur beaucoup plus puissant et plus rapide que la fibre lisse.

β) *Mouvements internes de la cellule.* — Les mouvements de contractilité musculaire que nous venons d'étudier étaient déjà jusqu'à un certain point des mouvements internes, puisqu'ils portaient sur de petites portions différenciées à l'intérieur du protoplasma. Mais ces parcelles de protoplasma spécial se mouvaient toutes ensemble et de telle façon que leurs rapports réciproques n'étaient pas modifiés, qu'elles ne se déplaçaient pas les unes par rapport aux autres.

Il est au contraire des circonstances où les parties constituantes de la cellule changent leurs positions mutuelles. On sait par exemple que le noyau de certaines cellules, surtout de celles qui ont une activité chimique intense, comme les cellules glandulaires ou les phagocytes de tout ordre, exécute des mouvements amiboïdes au sein du protoplasma.

Mais des phénomènes beaucoup plus intéressants et plus délicats s'observent dans certaines phases de la vie cellulaire, celles qui avoisinent la division de la cellule. On trouvera au Livre IX la description approfondie des mouvements qui disloquent à ce moment la structure habituelle, et qui

aboutissent à la séparation de toute la cellule en deux cellules-filles. Bornons-nous à dire ici que la membrane nucléaire disparaît, et que la chromatine du noyau s'agence en un certain nombre de petites masses chromatiques, les chromosomes, de volume sensiblement égal. Dès le début de la plupart des divisions, le centrosome cellulaire, devenu apparent, s'entoure d'une sphère radiée, puis se dédouble, et les deux moitiés s'écartent avec leurs sphères de façon à se placer à deux pôles opposés de la cellule, comprenant entre eux les chromosomes nucléaires et une différentiation filamenteuse en forme de tonnelet, désignée sous le nom de fuseau. A ce moment, les chromosomes glissent vers les centrosomes, en suivant le trajet des filaments fusoriaux, et se séparent en deux groupes, qui se rassemblent auprès des deux centrosomes.

Comment peut-on s'expliquer ce mouvement de migration des centrosomes puis des chromosomes, et le rôle des filaments du fuseau ? Aucune interprétation satisfaisante n'a été donnée, bien qu'on en ait proposé une foule, depuis celle qui consiste à regarder les filaments fusoriaux comme des fils élastiques fixés au centrosome et accrochés d'autre part aux chromosomes qu'ils tirent vers le centrosome ! Ce sont des mots vides de sens, ou même attribuant aux phénomènes une signification de grossière mécanique anthropomorphiste qu'ils sont loin d'avoir.

Il ne faut cependant pas désespérer de trouver l'explication des mouvements de la cytodiérèse ; elle est peut-être beaucoup plus simple qu'on ne le croit généralement, et se rattache directement à la question de la limitation des dimensions cellulaires. L'interprétation, *une* interprétation tout au moins, en est relativement aisée si l'on considère d'abord le cas des divisions cellulaires où les centrosomes se révèlent à la technique cytologique. Que le centrosome préexiste ou non à la division, peu importe ; on le trouve à un moment donné, siège évidemment de réactions qui lui permettent de s'accroître. Or, un corps en accroissement modifie constamment ses conditions d'équilibre, équilibre résultant du balancement de deux groupes de forces, les unes extérieures au corps et relativement constantes, les autres intrinsèques et variant suivant une loi régulière.

Lorsqu'un corps sphérique s'accroît, la pression capillaire par unité de surface diminue à mesure que le rayon augmente. De plus, le volume croît comme le cube du rayon, et la surface seulement comme le carré : il en résulte que la pression capillaire diminue énormément par rapport à la masse du corps. En même temps, l'intensité des échanges par rapport à la masse diminue comme le rapport de la surface à la masse.

Les facteurs intrinsèques de l'équilibre sont donc fortement troublés, le corps doit se déformer, et puisque sa tension superficielle est moins forte, il peut s'épanouir. Que cette expansion se fasse en un point de moindre résistance, qu'une petite hernie du centrosome se forme, et voilà la division cellulaire commencée. Elle s'achèvera d'elle-même. L'équilibre ne pourra persister, en effet, que si la surface augmente en même temps que le volume, c'est-à-dire si la hernie du centrosome s'accentue et forme un deuxième globule accolé au premier, mais se séparant par la suite logique des choses, qui tend au développement du maximum de surface. Que vont

devenir les deux centrosomes voisins ? L'examen de la cellule à ce moment nous l'apprend.

Les irradiations de la sphère n'expriment actuellement qu'une chose, c'est que le centrosome est un centre, un pôle de diffusion. Qu'il diffuse de l'énergie sous une forme quelconque, ou qu'il diffuse de la matière, peu importe, le résultat mécanique est le même, car une répartition inégale de la matière entraîne aussi une répartition inégale des potentiels. Ce qu'il faut savoir, et la cellule nous l'écrit elle-même en caractères lisibles pour le physicien, c'est que le centrosome est un pôle, siège d'un maximum ou d'un minimum de potentiel, centre d'un champ dont les lignes de force irradient en tous sens. Or, maints phénomènes de l'électricité, du magnétisme, les interférences lumineuses, etc., nous apprennent que le voisinage de deux pôles de même espèce est incompatible avec le développement normal de leurs champs : c'est une loi générale de la nature. Si les centres des champs de force sont mobiles, ils tendent à s'éloigner.

Voilà pourquoi deux centrosomes de même espèce se repoussent aux extrémités d'un diamètre de la cellule, comme deux balles de sureau chargées d'une même électricité se repoussent, ou comme les pôles de même nom de deux aimants se repoussent.

Quant aux chromosomes, on conçoit très bien qu'ils se mettent en mouvement vers les centrosomes, précisément parce qu'ils sont de nature différente et subissent une attraction. Ils tendent à remonter vers les potentiels croissants, et le font, bien entendu, dans la direction des lignes de force du champ. Mais qu'on ne vienne pas dire qu'ils sont « tirés » par les filaments fusoriaux ! Ils en suivent le trajet, c'est vrai, mais tout simplement parce qu'ils suivent eux aussi les lignes de force qui ont orienté les granulations ou plus exactement les alvéoles du protoplasma. Formation du fuseau et migration des chromosomes sont deux effets d'une même cause (1) ; prendre le second pour la conséquence du premier serait tomber dans le sophisme fréquent : *cum hoc, ergo propter hoc.*

Toute la division cellulaire se comprend donc si on admet que, parmi les nombreux produits de son activité, la cellule fabrique et accumule une certaine substance douée d'affinités énergiques, produisant des réactions intenses. L'accumulation de cette substance détermine l'apparition du centrosome et de la sphère, l'accroissement du centrosome produit son dédoublement, le dédoublement détermine la formation du fuseau et la migration des chromosomes. *La cytodiérèse tout entière peut donc s'expliquer par la production d'une certaine substance X spécialement active.* Cette substance existe-t elle en réalité ? Nous ne le savons pas, et nous entrons ici dans le domaine de l'hypothèse. L'avenir dira ce qu'il en faut penser. Remarquons seulement que les caractères de colorabilité élective du centrosome ne peuvent que plaider en faveur de cette idée.

(1) Certaines divisions présentent d'ailleurs des champs polaires très nettement marqués dans la prophase, alors que le noyau est encore entier dans sa membrane. Au contraire, au moment où va se produire l'ascension des chromosomes, on ne trouve déjà plus les asters. Dans ces cas, la formation du fuseau et la migration des chromosomes sont donc visiblement des phénomènes distincts, non seulement par la logique des choses, mais aussi dans le temps.

On peut se demander ce que devient notre conception de la cytodiérèse dans le cas, assez fréquent d'ailleurs, où les colorations histologiques les plus délicates et l'examen le plus minutieux ne réussissent à révéler aucun centrosome différencié. Nous pensons que les cas de ce genre ne portent aucune atteinte à cette conception.

D'abord il n'est pas prouvé que la technique réussisse à montrer toujours le centrosome quand il existe, et que le centrosome doive posséder forcément des caractères de colorabilité différents de ceux du protoplasma qui l'entoure.

Mais cet argument est pour nous très secondaire. Point n'est besoin, pour la cytodiérèse, d'un centrosome morphologiquement délimité. Il suffit, répétons-le, qu'il existe une substance diffusant de la matière ou de l'énergie ; et cette substance existe, la présence même de la formation fusoriale nous le prouve.

Si la matière centrosomatique possède, par rapport au protoplasma ambiant, une constante capillaire suffisante pour l'en séparer nettement, on a un centrosome figuré, et nous avons vu comment la variation de la tension superficielle lors de l'accroissement explique la rupture de l'équilibre et la division du centrosome.

Si la matière centrosomatique n'est pas fortement séparée du protoplasma, elle pourra y diffuser aisément, et obéir aux forces répulsives qui tendent à l'accumuler en deux pôles opposés de la cellule. L'explication du phénomène est donc encore plus simple.

Enfin, il est un certain nombre de mitoses où les filaments fusoriaux semblent parallèles, ou presque parallèles, comme si les pôles de diffusion étaient rejetés à l'infini. On pourrait penser qu'en ce cas la matière diffusante formerait non pas seulement un globule, mais une plaque ou une calotte assez étendue, visible ou non. Mais ne pourrait-on se demander si dans l'orientation de ces fuseaux n'interviendraient pas aussi des forces extérieures à la cellule ? Il est en tous cas remarquable que ces mitoses parallèles se présentent dans des circonstances particulières, comme la maturation des ovocytes, où l'on peut trouver une réduction quantitative et numérique des masses chromatiques. Peut-être y a-t-il ici plus qu'une fortuite coïncidence.

D'ailleurs, l'existence de forces d'orientation d'origine extrinsèque par rapport à la cellule en division paraît presque évidente sur certains objets, tels que les cônes végétatifs des racines ou des tiges (Liliacées, etc...), où l'on trouve de longues séries de cellules en division, dont les fuseaux ont tous la même orientation sur de très grandes étendues.

b) Direction des mouvements de la cellule. Les tactismes. — La cellule, lorsqu'elle est libre et indépendante de toute liaison avec ses voisines, ne se meut pas au hasard dans une direction quelconque, mais les mêmes causes dont l'action détermine les mouvements interviennent en même temps pour les orienter.

La direction des mouvements généraux de la cellule est presque toujours celle qui joint la cellule au centre d'où émanent les forces qui déterminent le mouvement ; mais leur sens est variable : tantôt la cellule se dirige tout droit vers un corps étranger, vers une région plus chaude ou

plus éclairée, tantôt elle s'en éloigne également en ligne droite. Ce sont les phénomènes de cet ordre qu'on a qualifiés de *tactismes*, tropismes taxies, etc. Les tactismes ont provoqué l'admiration et presque la stupéfaction de certains des auteurs qui les ont vus les premiers ; plusieurs se sont extasiés sur la remarquable « intelligence » de ces cellules, simples Protozoaires, spermatozoïdes, etc., « sachant » « accourir » vers les substances capables de leur être utile et « fuir » de toute leur vitesse les substances dangereuses. Un tel luxe d'exclamations anthropomorphiques et plus ou moins mystiques est cependant déplacé, et tout au moins inutile : on en va juger par l'analyse des phénomènes physiques qui se passent dans

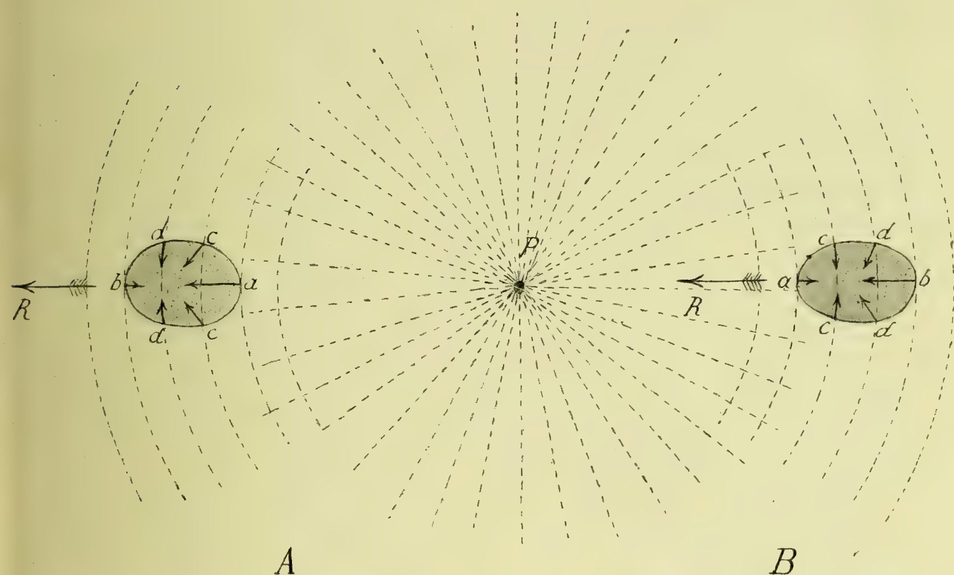


FIG. 230. — *Schéma du chimiotactisme d'une cellule amiboïde.*
A, chimiotactisme négatif. — B, chimiotactisme positif.

un milieu non homogène, dans un champ de force ou de diffusion matérielle.

Considérons d'abord une Amibe A, par exemple, plus ou moins sphérique, située dans le voisinage d'un point P où se trouve un fragment de matière diffusant dans l'eau ambiante une substance quelconque (fig. 230).

Cette substance se répandant également dans toutes les directions, elle existe en même quantité en tous les points de sphères ayant le point P pour centre et que le schéma représente par des cercles pointillés. Au contraire, à mesure qu'on s'éloigne de P, la teneur en cette substance diminue, et d'une sphère à l'autre le milieu change régulièrement. Or on sait que la tension capillaire d'une surface dépend de la nature des milieux en contact : l'Amibe, dont les différents points sont situés à des distances de P différentes, et par suite dans des zones de diffusion différentes, ne peut donc avoir en tous les points de sa surface la même tension superficielle.

Si l'adjonction de la substance P au milieu a pour effet d'augmenter la tension superficielle de l'Amibe, la pression capillaire est maxima dans la région *a* qui regarde P, et minima dans la région *b* qui en est la plus éloignée. En des régions intermédiaires telles que *c*, *c*, *d*, *d*, la pression a des valeurs intermédiaires. En somme, toute la moitié de l'Amibe tournée vers P tend à se contracter, par rapport à la moitié opposée, qui tend vers l'expansion ; la différence des pressions se traduit par une résultante qui pousse l'Amibe en direction centrifuge. Si la cellule est entourée d'un exoplasma résistant, elle se meut en bloc. Si comme dans le cas de l'Amibe elle est facilement déformable, elle s'allonge dans le sens du mouvement, par suite de l'inertie et des frottements qui retardent sa marche. Nous venons de décrire le *chimiotactisme négatif*, appelé « négatif » parce que la cellule semble « fuir » le produit chimique situé en son voisinage (fig. 230, A).

Si, au contraire, l'adjonction de ce produit au milieu fait baisser la tension superficielle de l'Amibe, la tension d'une région de l'Amibe baisse d'autant plus que cette région, plus rapprochée de P, reçoit plus de substance. On voit immédiatement que, les pressions étant moindres dans la moitié tournée vers P que dans l'autre moitié, la résultante a pour effet de pousser l'Amibe vers P, en direction centripète. C'est le *chimiotactisme positif* (fig. 230, B).

Mais il est des cellules dont la tension superficielle paraît peu sensible aux variations chimiques du milieu ; ce sont en général celles dont la surface est fortement différenciée, ou les cellules munies de cils ou de flagellums où semble s'être localisée la contractilité du protoplasma. Leurs tactismes s'expliquent tout aussi facilement. Considérons un Flagellé F ; et supposons pour fixer les idées que les battements du flagellum remorquent la cellule au lieu de la pousser (fig. 231, A).

Supposons que, à un moment donné, le Flagellé se trouve dans une position quelconque au voisinage d'un point P diffusant une substance dans des sphères concentriques d'égale teneur qu'il est inutile de figurer sur le dessin. Le flagellum, dans sa position d'équilibre *f*, a ses deux côtés baignés dans des liquides de composition différente. Si la présence de la substance P a pour effet d'augmenter la tension superficielle, le flagellum se contracte plus fortement du côté de P que du côté opposé ; ses positions extrêmes de battement, *f'* et *f''*, sont asymétriques par rapport à *f*. La cellule pivote alors comme un bateau mû à la rame, le flagellum se place du côté opposé à P, et ses battements, redevenus symétriques, entraînent la cellule en direction centrifuge. C'est le chimiotactisme négatif.

Au contraire, si la substance diffusée par P fait diminuer la tension superficielle, le flagellum bat plus fort du côté *f''* que du côté *f'* (fig. 231, B), la cellule tourne de façon à présenter le flagellum à P, et se meut vers P : chimiotactisme positif.

Lorsque la cellule, au lieu d'un flagellum unique, possède une série de cils, les choses se passent exactement de la même façon : les cils battent avec une force inégale dans les deux sens, l'Infusoire cilié tourne et se meut comme un bateau à plusieurs rames.

Il n'y a pas que des chimiotactismes : une diffusion de matière n'est pas nécessaire pour provoquer des tactismes, et toute distribution d'énergie

sous une forme quelconque produit les mêmes effets. Elle peut les produire directement par une action immédiate sur la constante capillaire, comme le fait l'électricité par exemple ; elle peut aussi les produire indirectement en modifiant les échanges chimiques de la cellule et par suite la composition respective des deux milieux en contact.

Partout où il existe soit un champ de diffusion, soit un champ de force, c'est-à-dire partout où le milieu n'est pas homogène, la cellule peut manifester des tactismes, et doit les manifester, à moins que d'autres forces ne viennent équilibrer celles qui tendent à déterminer les tactismes. Ce dernier

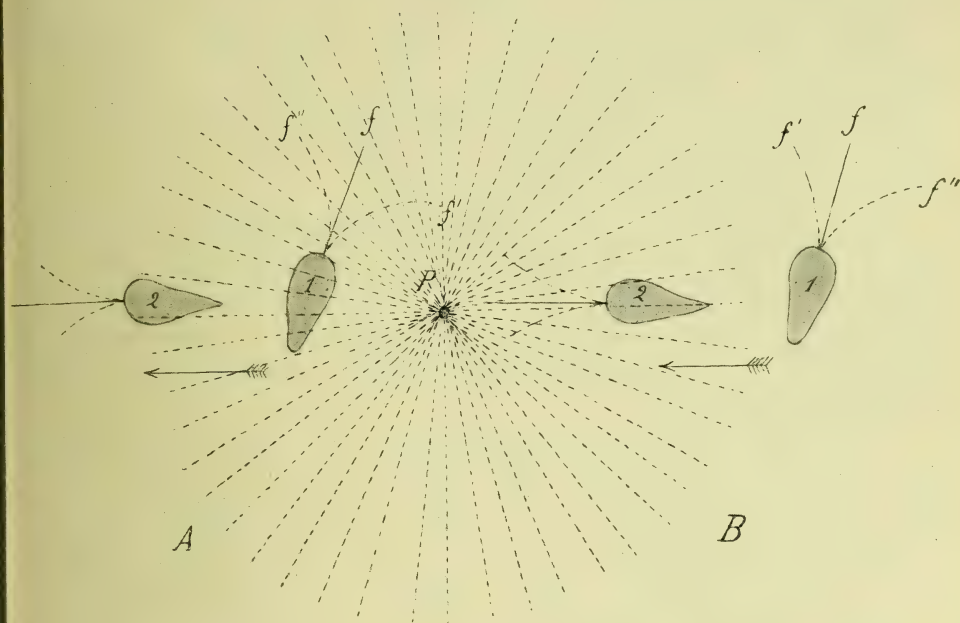


Fig. 231. — *Schéma du chimiotactisme d'une cellule flagellée.*
A, chimiotactisme négatif. — B, chimiotactisme positif.

cas est celui des cellules de tissus. Il n'est pas nécessaire que le champ soit radiaire et les surfaces équipotentielles sphériques ; le champ peut être parallèle, comme dans le cas de la lumière solaire ; il peut avoir toutes les configurations possibles. D'une façon générale, *la cellule suit les lignes du champ vers les potentiels croissants si la force détermine un abaissement de la tension superficielle, elle se meut vers les potentiels décroissants si la force du champ augmente la tension superficielle.* La description de tous les phénomènes de tactisme tient en ces quelques mots (1).

On a fait depuis longtemps la remarque suivante. Dans l'immense majorité des cas, les tactismes ont lieu dans le sens qui doit être utile à la cellule, en lui fournissant des aliments, en la transportant dans une région

(1) Il est évident qu'on doit renverser la proposition quand la progression de la cellule résulte de la *réaction* mécanique entre le milieu et l'organe contractile, dans le cas des Flagellés par exemple.

dont la température et l'éclairement sont plus favorables à son activité, en l'éloignant des substances dangereuses. Il est extrêmement rare de voir une cellule se diriger vers un poison qui la tuera. Certains physiologistes imbus de vitalisme plus ou moins conscient n'ont pas manqué de voir là un instinct merveilleux et providentiel. Là encore l'explication est bien plus simple, si l'on veut faire appel au grand mécanisme régulateur qu'est la sélection. Supposons qu'à une époque donnée, nous puissions avoir en mains une foule de cellules de tous les types imaginables et les plus variés, pour les placer et les abandonner à elles-mêmes sur la surface du globe. Les unes auront des tactismes de sens défavorables, iront vers les substances toxiques, vers les endroits dangereux ; elles seront vite détruites et ne laisseront point de postérité. Celles qui, au contraire, dans toutes les circonstances où elles se seront trouvées, auront eu des tactismes de sens favorable, auront subsisté et se seront multipliées. Il est certain qu'une élimination automatique de ce genre a dû se faire au cours des âges. Voilà pourquoi nous ne trouvons guère aujourd'hui que des cellules à bons tactismes.

Ce qui le prouve, c'est que cet heureux choix des tactismes existe seulement vis-à-vis des milieux ou des substances avec lesquelles l'espèce a dû se trouver en contact au cours de son histoire. Si on expérimente l'action d'un poison, d'un alcaloïde par exemple, qu'elle n'a jamais dû rencontrer, ou mieux encore d'un produit synthétique absolument inconnu du monde naturel, bien souvent la cellule présente un tactisme positif pour une substance qui va la détruire.

Inversement, et le fait est digne d'attention, la cellule peut présenter naturellement un tactisme nettement funeste, si cette cellule elle-même n'est pas nécessaire à la perpétuation de l'espèce. On verra que les leucocytes des animaux supérieurs arrivent souvent en masses considérables aux endroits où se produit une invasion de corps toxiques ou de bactéries ; ils absorbent les poisons, phagocytent les bactéries, et en meurent généralement ; leurs cadavres constituent le pus. On ne saurait certes dire que les leucocytes ont là un tactisme de sens favorable ; mais cela n'empêchera pas l'espèce cellulaire leucocyte de se perpétuer indéfiniment, car la colonie qui constitue l'organisme en fabriquera d'autres, et sera elle-même protégée par la mort de ses leucocytes contre une invasion qui l'aurait détruite en sa totalité.

Cet exemple montre bien que la cellule peut présenter tous les tactismes compatibles avec la survivance de l'espèce.

α) *Chimiotactisme.* — Les phénomènes de chimiotactisme ont été découverts chez les Bactéries par ENGELMANN, qui a trouvé le chimiotactisme positif de ces organismes vis-à-vis de l'oxygène. Dans une préparation microscopique recouverte d'une lamelle et contenant certaines Bactéries, empruntées par exemple à des infusions en putréfaction, on voit les Bactéries se rassembler en un cordon épais le long des bords de la lamelle. S'il y a des bulles d'air dans la préparation, on les voit s'entourer aussi d'un cercle de Bactéries. Tout ce qui fournit de l'oxygène attire les Bactéries ; si on a dans une préparation une cellule d'Algue verte, un filament de Spirogyre bien éclairé, la chlorophylle dégage de l'oxygène et aussitôt on voit les Bactéries se précipiter vers l'Algue, grâce à leur chimiotactisme positif pour

l'oxygène. Si l'Algue n'est pas éclairée, les Bactéries restent indifférentes et sont distribuées uniformément dans le champ (fig. 232).

Lorsqu'on a dans une préparation une grande Diatomée dont on peut

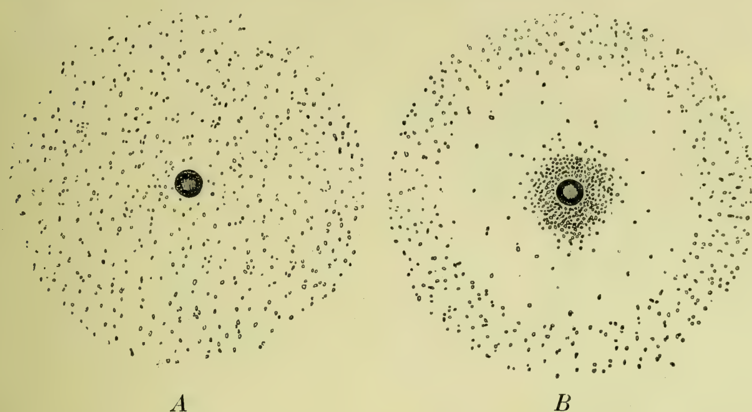


Fig. 232. — *Chimiotactisme des bactéries vers l'oxygène dégagé par des cellules d'Algues à la lumière.* Algue entourée de bactéries, successivement à l'obscurité (A) et à la lumière (B). (D'après Engelmann).

facilement éclairer une moitié en laissant l'autre dans l'ombre, la partie

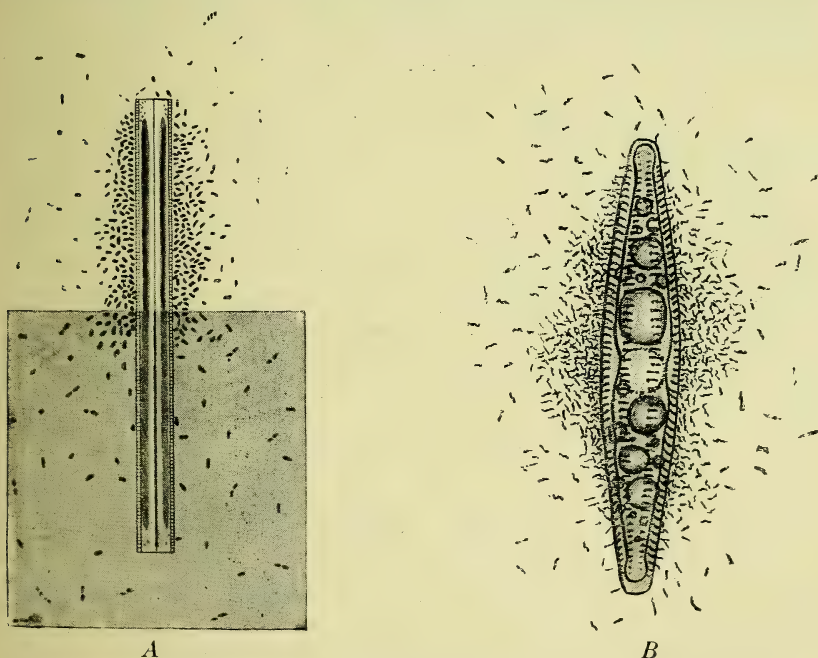


Fig. 232 *bis*. — A, attraction des bactéries par la moitié éclairée d'une Diatomée. D'après Engelmann. — B, *Pinnularia* entourée d'un essaim de *Spirochætes*. D'après Verworn.

éclairée s'entoure d'un essaim de Bactéries, l'autre ne montre pas ce phénomène (Engelmann) (fig. 232 bis, A).

On peut même constater le fait d'une manière saisissante (Verworn)

si on a dans le champ une Diatomée mobile. Soit, par exemple (fig. 232 *bis*, B), une *Pinnularia* entourée d'un essaim de *Spirochætes ;* à un moment donné, la Diatomée change de place : les Spirochètes restent d'abord immobiles, mais au bout de quelques instants l'oxygène fait défaut, et en moins de deux minutes les Spirochètes se sont tous précipités de nouveau vers la Diatomée.

Les plasmodies des Myxomycètes présentent des phénomènes chimiotactiques très nets. Ainsi STAHL, en expérimentant sur la fleur de tan, *Æthalium septicum*, a constaté son chimiotactisme positif pour les grains de tan, pour les fragments de papier imbibés d'une décoction de tan, pour l'eau, pour l'oxygène. Si on laisse s'étaler une plasmodie sur une bande de papier mouillé qu'on plonge ensuite verticalement dans de l'eau bouillie recouverte d'une couche d'huile pour empêcher l'accès de l'air, la plasmodie, grâce à son tactisme positif pour l'oxygène, remonte le long de la bande de papier jusqu'à ce qu'elle soit au-dessus de l'huile.

Dans les organismes complexes, certaines cellules mobiles peuvent aussi montrer des chimiotactismes. C'est le cas des leucocytes, dont cette

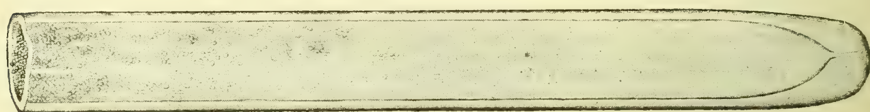


FIG. 233. — *Chimiotactisme positif des leucocytes dans un tube capillaire rempli d'une culture de staphylocoques.*

propriété est l'un des facteurs les plus importants de l'existence des êtres supérieurs. LEBER, MASSART et BORDET, METSCHNIKOFF et d'autres, ont constaté que les leucocytes affluent aux points où l'organisme est envahi par des Bactéries. On peut constater très aisément leur chimiotactisme en remplissant d'une culture bactérienne, de *Staphylococcus pyogenes aureus* par exemple, un petit tube capillaire qu'on introduit dans la cavité péritonéale ou sous la peau d'un lapin. Au bout de dix à douze heures, on trouve que les leucocytes ont pénétré en troupes nombreuses à l'intérieur du tube, et forment un vrai bouchon blanchâtre par leur accumulation à l'entrée (fig. 233).

Ce n'est pas le milieu nutritif de la culture qui les a attirés, car un tube témoin plein de ce milieu de culture, mais stérile, ne se remplit pas de leucocytes. Par contre, les produits solubles sécrétés par les microbes attirent les leucocytes, car un tube chargé avec la culture débarrassée par filtration sur porcelaine des corps microbiens, se remplit de globules blancs.

Le chimiotactisme positif des leucocytes pour les microbes constitue le temps préparatoire du phénomène de la *phagocytose*, c'est-à-dire de l'ingestion des Bactéries par les leucocytes, qui les englobent comme nous avons vu les Amibes et en général toutes les cellules nues et déformables englober les corps figurés (voir fig. 217). Non seulement les leucocytes ingèrent les bactéries, mais encore ils absorbent les toxines solubles fabriquées par elles, et protègent ainsi l'organisme. Il n'est pas nécessaire d'employer des

microbes vivants ou leurs produits pour déterminer un appel de leucocytes ; bien d'autres substances le produisent : c'est ainsi qu'en injectant aseptiquement sous la peau d'un animal quelques gouttes d'essence de térébenthine, on obtient une abondante suppuration amicrobienne.

Le chimiotactisme des phagocytes est encore provoqué par les produits de décomposition des cellules mortes ou dégénérées. Aussi errent-ils à travers l'économie, ingérant tous les débris, nettoyant tous les vieux éléments pour faire place aux jeunes. METSCHNIKOFF leur a découvert un rôle considérable dans le renouvellement incessant de notre organisme, dans les phénomènes de sénescence, dont ils sont d'actifs agents, et jusque dans le blanchissement de notre chevelure, dont ils emportent le pigment.

Chez certains animaux, l'action chimiotactique et phagocytaire des leucocytes peut même avoir une activité extraordinaire. Ainsi, quand les larves de mouches, très remuantes, se métamorphosent en pupes immobiles, KOWALEWSKY a vu les leucocytes détruire en quelques heures l'abondante musculature de ces larves.

Les phénomènes chimiotactiques sont de la plus haute importance pour la propagation des espèces, pour la fécondation de l'ovule par le spermatozoïde. On sait que les éléments reproducteurs mâles sont en général très mobiles, quelquefois amiboïdes, mais le plus souvent pourvus d'un ou deux grands flagellums à l'aide desquels anthérozoïdes ou spermatozoïdes effectuent des parcours souvent fort étendus. Comment donc ces mouvements sont-ils dirigés de manière efficace, et comment se fait-il que dans la mer, par exemple, où flottent les éléments reproducteurs d'une foule d'espèces, chaque spermatozoïde trouve l'ovule de son espèce et le féconde ? C'est grâce à un chimiotactisme étroitement spécifique.

PFEFFER l'a découvert chez les anthérozoïdes des Fougères. Au cours d'une série de recherches méthodiques, il remplit un petit tube capillaire, fermé par un bout, d'une solution d'acide malique à 0,05 p. 100 et le plaça dans une goutte d'eau chargée d'anthérozoïdes : au bout de cinq minutes, plusieurs centaines de ces cellules s'étaient précipitées dans l'intérieur du tube, qu'elles remplissaient. La petitesse des objets a empêché de rechercher avec succès l'acide malique dans l'archégone des Fougères, mais on peut légitimement croire que c'est par une sécrétion de cette substance que l'archégone attire et dirige les anthérozoïdes de son espèce. Toutes les autres substances essayées par PFEFFER laissaient les anthérozoïdes des Fougères indifférents.

Au contraire, les anthérozoïdes des Mousses étaient indifférents vis-à-vis de l'acide malique, mais ils montraient pour le sucre de canne en solution très étendue un chimiotactisme remarquable.

La concentration de la substance n'est pas indifférente, relativement au sens du chimiotactisme produit. Quand une substance soluble se diffuse dans le milieu à partir d'un certain point, les régions très éloignées ne reçoivent d'abord que fort peu de substance, et la quantité de celle-ci peut être trop faible pour mettre les cellules en mouvement. A mesure qu'on se rapproche du centre de diffusion, le tactisme se manifeste avec une intensité croissante, jusqu'à un certain maximum, mais à partir de là on conçoit très bien que l'action de la substance diffusée, sur les couches superficielles de la cellule, puisse être

tout autre. La cellule, placée dans un milieu trop concentré, éprouve souvent un tactisme négatif, et s'éloigne jusqu'à ce qu'elle ait gagné une zone moyenne correspondant à son optimum, et où elle reste en repos.

Bien entendu, l'optimum n'est pas le même pour les diverses espèces ; par suite, lorsqu'une préparation renferme en mélange plusieurs espèces d'Infusoires, de Bactéries, etc., on les voit se séparer par l'action des tactismes. C'est ce que Massart a observé sur un mélange de Spirilles et d'Infusoires du genre *Anophrys* ; la teneur en oxygène qui correspond à l'équilibre des *Anophrys* est plus forte que celle qui répond à l'équilibre des

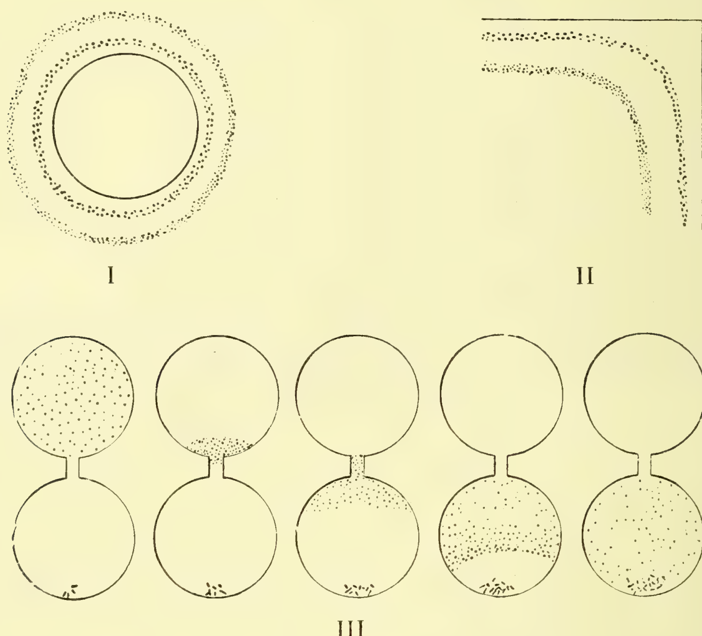


Fig. 234.
I, bulle d'air sous une lamelle, entourée d'une zone d'*Anophrys*, et d'une zone plus éloignée de Spirilles. — II, les zones concentriques d'*Anophrys* et de Spirilles vers les bords de la lamelle. — III, chimiotactisme négatif des *Anophrys* pour le sel marin concentré. D'après Massart.

Spirilles ; aussi voit-on les deux espèces d'organismes se disposer, le long des bords de la préparation ou autour des bulles d'air, en deux zones concentriques, la plus rapprochée de l'air étant formée par les *Anophrys*, et la plus éloignée par les Spirilles (fig 234, I et II).

La même figure montre (III), d'après Massart, le tactisme négatif des *Anophrys* pour le chlorure de sodium à concentration trop forte. Une goutte d'eau contient les *Anophrys* ; on place à côté une deuxième goutte, formée d'eau pure ; dans la première on dépose un cristal de sel marin qui se dissout peu à peu et on réunit les deux gouttes. On voit les *Anophrys* s'éloigner progressivement à mesure que le chlorure de sodium diffuse, tout en formant une zone plus serrée à la concentration optima, et reculer tous peu à peu dans la deuxième goutte.

Les Paramécies se prêtent bien aussi à l'étude des diverses conditions

du chimiotactisme. Lorsque, sous la lamelle qui les recouvre, on introduit, comme l'a fait JENNINGS (fig. 235, A), la pointe très effilée d'un petit tube chargé de substance négativement tactique, d'alcali très étendu par exemple, on voit les Paramécies se rassembler autour de la pointe (fig. 235, B) ;

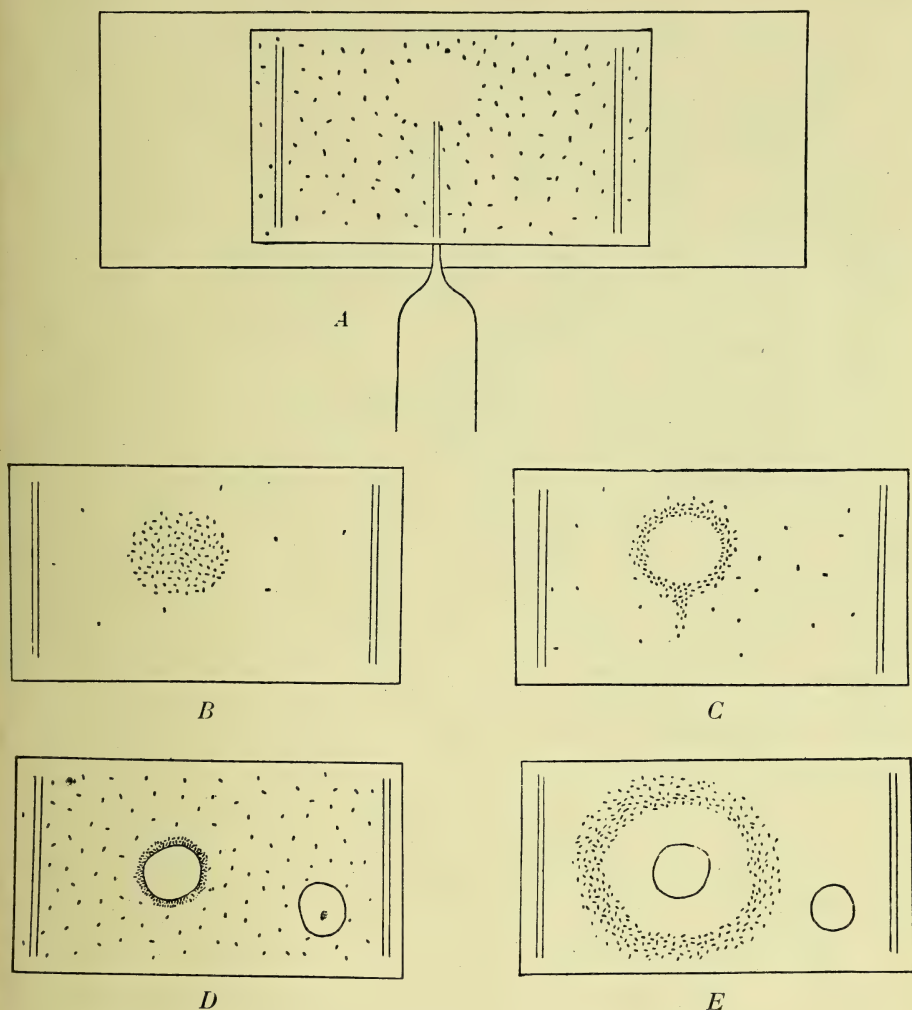


FIG. 235. — *Chimiotactisme de* Paramœcium aurelia. D'après JENNINGS.
A, introduction sous le couvre-objet d'un liquide négativement tactique à l'aide d'une pipette capillaire. — B, rassemblement chimiotactique positif. — C, rassemblement annulaire à l'optimum de concentration. — D, rassemblement autour d'une bulle de CO^2 récemment introduite; une bulle d'air voisine est inactive. — E, rassemblement annulaire à l'optimum de concentration, lorsque CO^2 a diffusé.

mais quand, par suite de la diffusion, la concentration aux alentours immédiats de la pointe devient trop forte, elles élargissent leur cercle (fig. 235, C). Les Paramécies sont indifférentes à l'oxygène, tandis que l'acide carbonique les attire vivement : on le constate en introduisant côte à côte sous la lamelle une bulle d'air et une bulle d'acide carbonique (fig. 235, D). Mais l'acide carbonique de la bulle se dissout de plus en plus dans l'eau environnante, qui

devient trop chargée, et les Paramécies, d'abord serrées contre la bulle elle-même, élargissent leur cercle en reculant peu à peu de façon à se maintenir toujours à l'optimum qui leur convient (fig. 235, E).

Les phénomènes du chimiotactisme permettent de concevoir à quel point vraiment extraordinaire est poussée la sensibilité de la cellule. Pfeffer a trouvé que les anthérozoïdes de Fougère manifestaient encore leur chimiotactisme envers une solution d'acide malique à 1 cent-millième. Or, si la concentration est 1 pour 100.000 à l'orifice du tube capillaire, on juge combien elle doit être infime lorsque l'acide s'est diffusé en tous sens dans la goutte jusqu'à la distance où il agit encore sur les anthérozoïdes. Ce n'est pas tout. Si on se reporte à l'explication que nous avons donnée des phénomènes de tactisme en général, on se souvient que les mouvements ne sont pas déterminés par la concentration moyenne tout autour de la cellule, mais bien seulement par la différence de concentration aux deux extrémités de cette cellule, ou même des deux côtés de son organe vibratile. Or, un anthérozoïde mesure environ 15 μ de longueur, et ses flagellums ne sont épais que d'une fraction de μ. Les différences de composition que peut révéler une cellule sont donc étonnamment délicates, et la substance vivante constitue un indicateur d'une sensibilité telle qu'aucun de nos autres réactifs ne saurait lui être comparé.

Le chimiotactisme est de la plus haute importance, non seulement pour la conservation de la cellule et pour son accroissement par l'alimentation, mais aussi pour sa multiplication. Ce que nous avons dit, à propos des mouvements internes de la cellule, des phénomènes de la cinèse, permet de concevoir la division cellulaire comme inévitablement déterminée dès la division du centrosome, et cela précisément par le chimiotactisme négatif et réciproque des deux centrosomes nouveaux. On vient de voir enfin toute l'importance du chimiotactisme pour la reproduction sexuelle des individus et la conservation des espèces.

β) *Dynamotactisme.* — Nous avons dit que, non seulement les diffusions de matière, mais aussi les distributions d'énergie, peuvent déterminer des tactismes, quel que soit d'ailleurs le mode d'énergie considéré. Il est naturel d'en commencer l'étude par le mode le mieux et le plus anciennement connu, l'énergie mécanique.

Toutes les fois que le milieu où se trouvent des cellules libres n'est pas identique au point de vue mécanique en tous ses points et dans toutes ses directions, on peut s'attendre à constater des tactismes, à condition, bien entendu, que l'action ainsi produite sur la cellule soit suffisante pour rompre l'équilibre. Bien que les différences de conditions mécaniques aux deux extrémités de la cellule puissent être réalisées par beaucoup de procédés, tous ces procédés ont, en définitive, le même résultat, qui est de créer une inégalité entre les *forces mécaniques* agissant aux divers points de la cellule. Il nous semble donc logique — de même que nous avons réuni sous le nom unique de chimiotactisme les phénomènes produits par la diffusion d'une substance, sans nous inquiéter de la nature de cette substance, de même que nous désignerons sous le seul nom de phototactisme les orientations de mouvements déterminés par l'énergie lumineuse, quelle que soit la longueur d'onde des radiations étudiées — il nous semble logique de com-

prendre en une seule désignation tous les tactismes produits par des forces mécaniques, et nous proposons de les réunir sous le nom de *dynamotactisme*.

Le dynamotactisme doit comprendre les phénomènes connus depuis longtemps chez les végétaux sous le nom de « géotropisme », « géotaxie », etc. On sait que lorsqu'une plantule se développe aux dépens d'une graine, la radicelle croît toujours en se dirigeant vers le centre de la terre, tandis que la tigelle oriente son accroissement dans le sens centrifuge. Une orientation si manifeste de l'ensemble suppose nécessairement une orientation de chacune des parties, c'est-à-dire de chacune des cellules lorsqu'elle s'accroît et se divise. L'union mutuelle des cellules s'oppose à la translation de chacune d'elles, mais non à son orientation ; le géotropisme n'est autre chose qu'un dynamotactisme des cellules végétales, relatif aux forces de la pesanteur du champ terrestre. Ce qui prouve bien la nature dynamotactique du géotropisme, c'est l'expérience, depuis longtemps réalisée, de la rotation des plantules en germination. Si on les dispose à la périphérie d'une roue horizontale en mouvement, on voit la radicelle et la tigelle prendre une orientation oblique qui correspond à la composition de la force verticale de pesanteur avec la force centrifuge horizontale, et l'axe de la plantule s'incline d'autant plus sur la verticale, que la rotation est plus rapide, c'est-à-dire que la résultante mécanique se rapproche elle-même de l'horizontale.

L'existence des forces verticales de la pesanteur, en même temps qu'elle détermine le géotropisme, produit aussi une variation continue de la pression atmosphérique aux différents niveaux. Bien que la différence de pression barométrique entre deux plans horizontaux aussi rapprochés que ceux qui passent par les extrémités de la radicelle et de la tigelle soit bien faible, l'exemple des chimiotactismes est là pour nous rappeler l'extrême sensibilité de la cellule. Aussi pourrait-on considérer jusqu'à un certain point le géotropisme comme un « barotactisme », les cellules radicellaires s'orientant dans le sens des pressions croissantes et les cellules tigellaires dans le sens des pressions décroissantes.

Une autre forme de barotaxie se rencontre dans les liquides, où les différences de pression atteignent cette fois des valeurs plus élevées. Si certains Infusoires, par exemple, sont disséminés dans un tube d'eau vertical, où ils errent d'abord en tous sens, ils ne tardent pas à se rassembler, soit au fond, soit à la surface. Diverses précautions, mise à l'abri de l'air, élimination des différences de densités, centrifugation, etc., ont permis de se rendre compte, dans certains cas, qu'il s'agit bien d'un dynamotactisme dû aux variations de la pression.

La pression cause de dynamotactisme n'est pas nécessairement une pression exercée en tous sens au sein d'un fluide, mais peut aussi résulter de l'action réciproque entre un corps solide et une cellule appliquée contre lui. Les tactismes de ce genre ont été désignés sous le nom de « thigmotaxie » (Verworn). On peut citer comme exemples l'étalement des cellules amiboïdes, des plasmodes, etc., sur un plan de contact, l'enroulement des tiges et des vrilles des plantes grimpantes sur leurs supports, la thigmotaxie positive de certains spermatozoïdes par rapport aux œufs sur lesquels ils s'appliquent et s'accumulent, l'immobilisation des Paramécies contre une paroi vers laquelle elles dressent leurs cils en rigidité, etc.

Une autre forme encore de dynamotactisme est ce qu'on a appelé la « rhéotaxie », phénomène par lequel des cellules s'orientent et même se meuvent suivant ou contre le sens d'un courant d'eau très doux. Certaines Amibes, des Myxomycètes, etc., remontent ces courants à condition que leur force soit très modérée. On s'est même demandé si la rhéotaxie positive ne jouerait pas un grand rôle dans la fécondation de l'Homme et des Mammifères, les spermatozoïdes déposés dans le vagin remontant dans l'utérus et les trompes en se guidant sur le courant de mucus que les cils vibratiles de l'épithélium génital dirigent incessamment vers l'extérieur. Cette ascension des spermatozoïdes n'est point le fait d'un chimiotactisme positif pour l'ovule, car elle se produit même en l'absence de celui-ci ; Roth a d'ailleurs vu directement les spermatozoïdes se mouvoir contre un courant faible et continu établi dans une préparation.

γ) *Thermotactisme.* — Les différences de température entre les divers points d'un milieu où la chaleur se propage, soit par conduction, soit par rayonnement, provoquent chez certaines cellules des tactismes manifestes.

Stahl l'a constaté chez les Myxomycètes. En plaçant une plasmodie d'*Æthalium septicum* sur une bandelette de papier humecté dont les extrémités trempaient respectivement dans un verre d'eau à 7° et dans un verre d'eau à 35°, il vit la plasmodie ramper vers l'eau la plus chaude.

Des Amibes et d'autres Protozoaires se comportent de façon analogue ou en sens inverse.

Lorsqu'on place des Paramécies dans une petite cuve disposée de façon à pouvoir être chauffée inégalement sur ses différentes parois, on voit les Infusoires s'accumuler tous d'un même côté ; pour des températures inférieures à 24°-28°, les Paramécies présentent un thermotactisme positif, c'est-à-dire se dirigent vers la région la plus chaude ; au-dessus de cet optimum, au contraire, leur thermotactisme devient négatif, et les Paramécies gagnent les parties les moins exposées à la chaleur.

δ) *Phototactisme.* — L'énergie lumineuse se prête parfaitement à l'étude des tactismes, parce qu'il est très facile de la régler et de la diriger. La lumière se propageant en ligne droite, son intensité décroissant régulièrement à partir de l'origine, un « rayon lumineux » constitue un champ régulièrement variable et orienté. Il est à prévoir qu'un grand nombre de cellules doivent se mouvoir dans la direction des rayons lumineux, allant vers la source lumineuse ou en sens inverse, suivant que leur phototactisme est positif ou négatif.

Un grand nombre d'auteurs ont observé des phototactismes ; parmi eux, il convient de citer Strasburger et ses recherches méthodiques sur les zoospores des Algues vertes. Les zoospores d'*Ulothrix*, *Ulva*, *Chætomorpha*, etc., placées dans une goutte d'eau inégalement éclairée, se dirigent toutes vers le côté le mieux éclairé tant que la lumière n'est pas trop forte ; si elle est très intense, le tactisme devient négatif, et les zoospores s'éloignent jusqu'à ce qu'elles aient trouvé leur optimum lumineux.

Ce ne sont pas seulement les cellules mobiles pourvues de chlorophylle qui présentent des phototactismes. On a constaté ce genre de phénomènes sur les spores incolores des Chytridinées, sur les plasmodies de Myxomycètes,

sur certaines Bactéries, sur divers Infusoires, aussi bien que sur les Desmidiées et les Diatomées (fig. 236).

Le phototactisme peut même déterminer des mouvements intracellulaires, dans le cas où l'action de la lumière sur certains éléments de la cellule est particulièrement intense. Il est en ainsi des corps chlorophylliens. Certaines Algues, par exemple, possèdent des chloroplastes larges et plats : lorsque la lumière n'est pas très intense, son action sur les chloroplastes a pour effet de les placer transversalement ; ils présentent ainsi au faisceau lumineux le maximum de surface absorbante et recueillent le maximum d'énergie, comme un cadre mobile de fil conducteur se place transversalement dans un champ magnétique et recueille le maximum de flux. Si au contraire la lumière, trop forte, produit une décomposition de la chlorophylle, les chloroplastes tournent et présentent leur tranche au faisceau lumineux.

Un phénomène du même genre est présenté par les petits chloroplastes de beaucoup de Végétaux verts. La figure 237 représente la coupe d'une foliole de *Lemna trisulca*; on y voit, en C, la position occupée par les chloroplastes dans l'obscurité ; si on vient à éclairer la feuille avec ménagement, les chloroplastes viennent tapisser la paroi exposée à la lumière (A) et recueillent alors le maximum d'énergie. Lorsque la lumière devient très intense, le phototactisme devient négatif, et les chloroplastes s'appuient aux cloisons transversales où règne le minimum d'excitation (B).



Fig. 236. — *Phototactisme des Diatomées.*

Au milieu d'une goutte d'eau a été déposée une parcelle de limon chargée de Diatomées : celles-ci se sont toutes portées vers le bord de la goutte du côté d'où vient la lumière. D'après Verworn.

Jusqu'à présent nous avons parlé de phototactisme en général, et de la lumière comme si elle était un agent unique et simple ; on sait qu'il n'en est rien. A chacune des radiations de longueur d'onde différente qui constituent le spectre lumineux correspond une intensité d'excitation particulière sur les organismes. On a quelquefois étudié l'action des diverses régions du spectre en faisant passer la lumière à travers des écrans colorés derrière lesquels étaient placées les cellules. Cohn, Strasburger, ont vu que les régions violettes et bleues sont en général plus actives que l'extrémité rouge du spectre ; il y a naturellement des différences individuelles entre les divers organismes.

On doit rattacher au phototactisme un groupe de phénomènes connus depuis fort longtemps chez les Végétaux supérieurs sous le nom de « phototropisme », « héliotropisme ». On sait que les plantes dont un côté se trouve à l'ombre et l'autre éclairé s'inclinent vers la lumière. S'il s'agit d'une inso-

lation directe, on voit même certaines plantes étaler leurs fleurs face au soleil, et le suivre dans son mouvement du matin au soir. Ce tropisme total de la plante ou d'un grand organe de la plante doit résulter des tropismes particuliers d'une série de cellules. Quel est le détail des phototactismes qui s'exercent alors ? On ne saurait le dire, l'analyse du phénomène devant être assez compliquée.

ε) *Électrotactisme.* — On manque encore de documents sur les phénomènes que présenteraient des cellules dans un champ électrique sans transport de charges électriques, c'est-à-dire dans un champ de force électrostatique. Il est bien probable qu'en pareil cas on observerait des tactismes; mais les auteurs ne semblent pas s'être préoccupés jusqu'à ce jour de les rechercher. Il ne serait cependant pas difficile de faire des observations dans une petite cuve en verre placée sur la platine du microscope et servant de diélectrique à un condensateur.

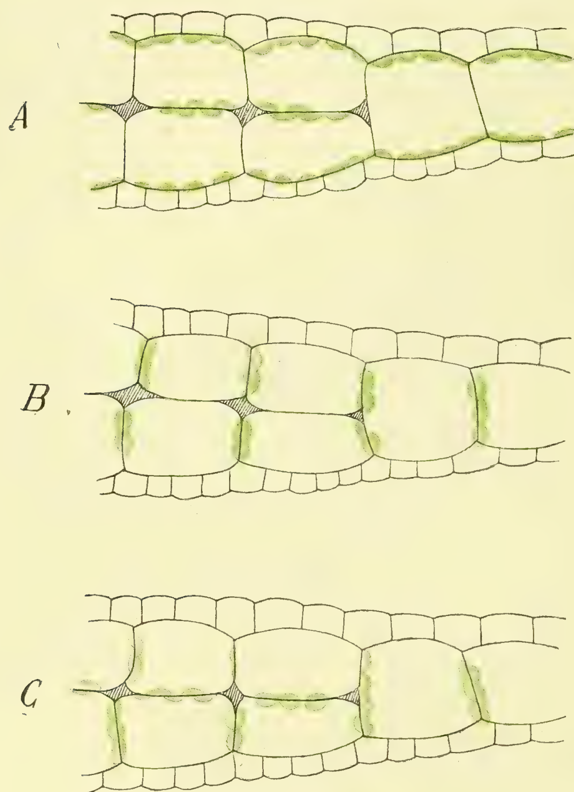


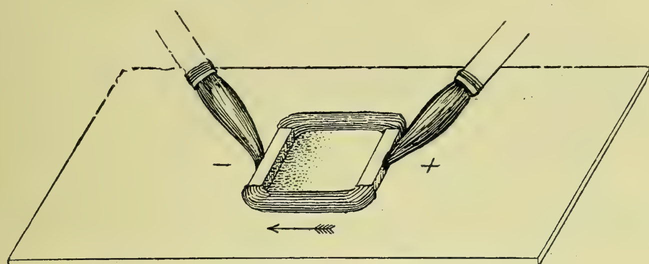
Fig. 237. — *Feuille de* Lemna trisulca (*coupe*), d'après Stahl. Position des corps chlorophylliens : A, à la lumière diffuse. — B, à la lumière directe intense. — C, à l'obscurité.

En revanche, les effets du courant électrique ont été maintes fois observés : ce sont les phénomènes de « galvanotropisme », de « galvanotaxie ».

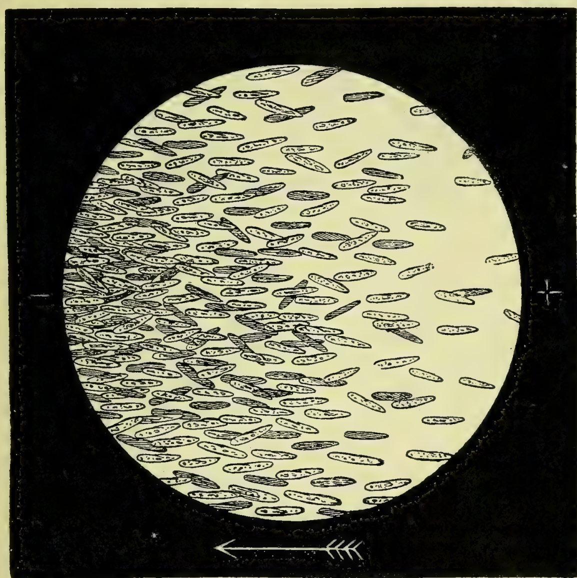
On peut constater l'électrotactisme chez des organismes entiers. Ainsi les larves de Batraciens ou de Poissons, placées dans un vase où passe un courant, disposent le grand axe de leur corps dans la direction des lignes de force, la tête tournée vers l'anode et la queue vers la cathode (Hermann). Les radicelles de diverses plantes soumises à un courant constant assez prolongé s'incurvent vers la cathode.

Les cellules indépendantes manifestent de façon très frappante l'électrotactisme. On peut construire facilement sur une lame porte-objet de petites cuves électrolytiques (fig. 238, A) formées de deux bandes d'argile po-

reuse reliées par deux bandes d'un ciment isolant de colophane et de cire (VERWORN). Si on place dans une pareille cuve des Paramécies, elles errent en tous sens, mais dès qu'on applique sur les bandes d'argile les pinceaux



A



B

FIG. 238. — *Galvanotactisme des Paramécies.* D'après VERWORN.
A, disposition de la cuve électrolytique sur le porte-objet. — B, image microscopique.

de deux électrodes amenant le courant, on voit aussitôt les Infusoires se diriger vers la cathode (fig. 238, A et B).

Lorsqu'on renverse le courant, les Paramécies se dispersent dans la cuve, pour aller bientôt se rassembler contre la nouvelle cathode.

En plaçant les Infusoires dans une grosse goutte d'eau où plongent deux minces électrodes en forme de pointes, on voit les Paramécies se disposer autour des pôles suivant le trajet des lignes de force, formant une figure analogue à un fantôme magnétique de limaille, mais qui devient de plus en plus serrée autour de la cathode, jusqu'à ce qu'enfin toutes les Paramécies soient rassemblées (fig. 239).

La plupart des Infusoires ciliés et des Rhizopodes présentent, comme les Paramécies, un électrotactisme négatif, ou, comme on l'a dit, une « gal-

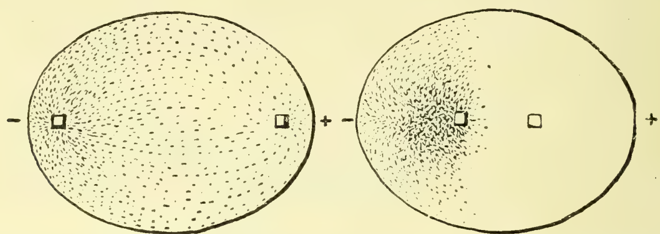


Fig. 239. — *Galvanotactisme des Paramécies dans une goutte où plongent deux électrodes.* Les Infusoires suivent les lignes de force et s'accumulent à la cathode. D'après Verworn.

vanotaxie cathodique », c'est-à-dire qu'ils se dirigent vers la cathode.

Au contraire, les Flagellés ont généralement un électrotactisme positif et se dirigent vers l'anode (fig. 240), ce qui permet de séparer les espèces



Fig. 240. — *Galvanotactisme de* Polytoma uvella. D'après Verworn.
A, polytoma au repos. — B, polytoma nageant vers l'anode après l'établissement du courant.

dans un milieu où se trouvent mélangées une espèce ciliée et une espèce flagellée.

Enfin, un Infusoire cilié, le *Spirostomum ambiguum*, présente le phéno-

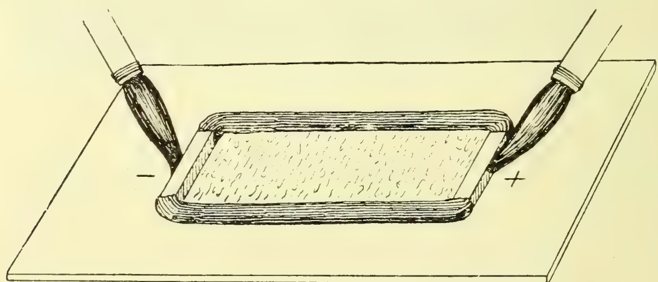


Fig. 241. — *Galvanotactisme de* Spirostomum ambiguum.
Les Infusoires se disposent normalement au courant, mais ne se portent pas vers les électrodes. D'après Verworn.

mène tout particulier de n'être attiré ni par la cathode, ni par l'anode (Verworn). On pourrait dire que son électrotactisme est nul. Placés dans la petite cuve déjà décrite, ces Infusoires orientent peu à peu le grand axe de leur corps normalement aux lignes de force, mais restent sur place tant que passe le courant (fig. 241).

B. **Manifestation d'énergie thermique.** — La manifestation d'énergie sous forme thermique par la cellule vivante n'est pas aussi facile, il s'en faut de beaucoup, à mettre en évidence, que la production d'énergie mécanique. Cela provient de ce que les échanges de chaleur avec le milieu ambiant se produisent très rapidement, de sorte que la cellule ne peut jamais rester bien longtemps à une température supérieure à celle de ce milieu. De plus, nous manquons de dispositifs assez fins pour prendre la température d'une cellule, et nos instruments ne sont pas aussi sensibles pour apprécier les variations de température que notre œil pour reconnaître les déformations et les mouvements.

Il est certain, toutefois, que les réactions chimiques dont la cellule est le siège doivent dégager de la chaleur, et même une quantité de chaleur considérable. On s'en aperçoit lorsqu'on examine, non plus une seule cellule, mais un grand amas de cellules, comme celui qui constitue le corps des animaux supérieurs, ou simplement un petit tas de graines en germination : le thermomètre indique un échauffement notable. Les dispositifs thermo-électriques ont même permis de constater l'échauffement des organes de certaines fleurs épanouies.

C. **Manifestation d'énergie lumineuse.** — La production de lumière par les cellules, quoique beaucoup moins manifeste que la production de mouvements, est cependant plus facile à constater que le dégagement de chaleur.

Certaines Bactéries sont phosphorescentes ; on les rencontre surtout sur les poissons de mer en putréfaction ou sur les quartiers de viande ; certaines espèces, isolées et cultivées dans un milieu convenable, donnent à tout ce milieu une très belle luminosité.

La même phosphorescence existe chez les mycéliums de certains Champignons.

On la retrouve fréquemment chez beaucoup d'organismes marins qui flottent à la surface sur des étendues parfois considérables ; en particulier, les Noctiluques, grosses cellules rondes pourvues d'un flagellum court et trapu, s'éclairent au moindre ébranlement et produisent le curieux phénomène de la mer phosphorescente. Des Cœlentérés habitant les grands fonds, des Tuniciers, etc., présentent la même phosphorescence.

Enfin, certains Insectes (*Pyrophorus*, *Lampyris*, etc.) sont bien connus pour la luminosité de leurs glandes phosphorescentes.

Le mécanisme de ces phénomènes est loin d'être étudié d'une façon satisfaisante. La nécessité de l'oxygène pour la phosphorescence est cependant établie, car la luminosité des Bactéries ou des Noctiluques est suspendue si on les prive d'oxygène ; elle reparaît, au contraire, quand on les agite à l'air. Les mycéliums de Champignons produisent, pendant la luminescence, plus d'acide carbonique que lorsqu'ils ne brillent pas. Les cellules des organes phosphorescents du Ver luisant sont en relation très étroite avec les trachées respiratoires (MAX SCHULTZE). Il est donc bien vraisemblable que la luminosité cellulaire accompagne des phénomènes d'oxydation.

D. **Manifestation d'énergie électrique.** — La production d'électricité par la cellule, de même que la production de chaleur, ne peut pas être

mise en évidence directement, à cause de la petitesse des objets et des difficultés des manipulations.

On a pu cependant la reconnaître dans bien des cas en expérimentant, non plus sur des cellules isolées, mais sur leur association en tissus de volume suffisant. En général, on constate des différences de potentiel entre les parties d'un tissu qui ne sont pas dans le même état, qui ne sont pas le siège des mêmes réactions, etc. Ainsi, en réunissant par un fil métallique deux points de la surface d'un faisceau musculaire, on n'observe rien, mais lorsqu'on réunit la surface du muscle avec la section produite en le coupant transversalement, on obtient dans le fil un courant sensible au galvanomètre. L'électrophysiologie a étudié avec soin les conditions de production et le sens de ces courants.

Enfin, certains animaux, comme les Raies, les Torpilles, les Gymnotes, possèdent de véritables organes électriques, parfois très développés, dont la description morphologique ne saurait trouver place ici. Les cellules de ces organes sont disposées comme les éléments d'une batterie de condensateurs, peu chargés individuellement, mais groupés en nombre considérable et pouvant fournir alors des décharges d'intensité notable.

LIVRE IV

CELLULE EMBRYONNAIRE ET DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE
LA CELLULE ET LES TISSUS

CHAPITRE PREMIER

Théories générales de la différenciation cellulaire. Préformation et épigénèse.

Article premier. — PREMIÈRE THÉORIE.

1° DIFFÉRENCIATION DES PREMIERS BLASTOMÈRES.

La *cellule embryonnaire* est celle qui, sans affecter de forme extérieure distinctive, sans avoir apparemment de structure spéciale, sans manifester de propriétés physiologiques particulières, renferme en elle toutes les ébauches de toutes sortes de formes et de structures, les tendances vers toutes sortes de propriétés physiologiques. L'œuf fécondé, formé par l'union de l'ovule et du spermatozoïde, est, dans le temps, la première des cellules embryonnaires ; c'est de lui que dériveront toutes les autres. Il est aussi la cellule embryonnaire par excellence, celle où le cumul des caractères latents est poussé le plus loin.

A mesure que l'œuf se partage par division cellulaire en cellules embryonnaires de plus en plus nombreuses, dans ce phénomène embryologique qui s'appelle la *segmentation de l'œuf*, ces cellules se distinguent les

unes des autres ; elles perdent de plus en plus leur caractère embryonnaire ; elles se différencient et manifestent leur différenciation.

Cette différenciation se produit-elle dès le début de la segmentation de l'œuf, dès l'origine de l'embryon par conséquent, d'abord large, puis de plus

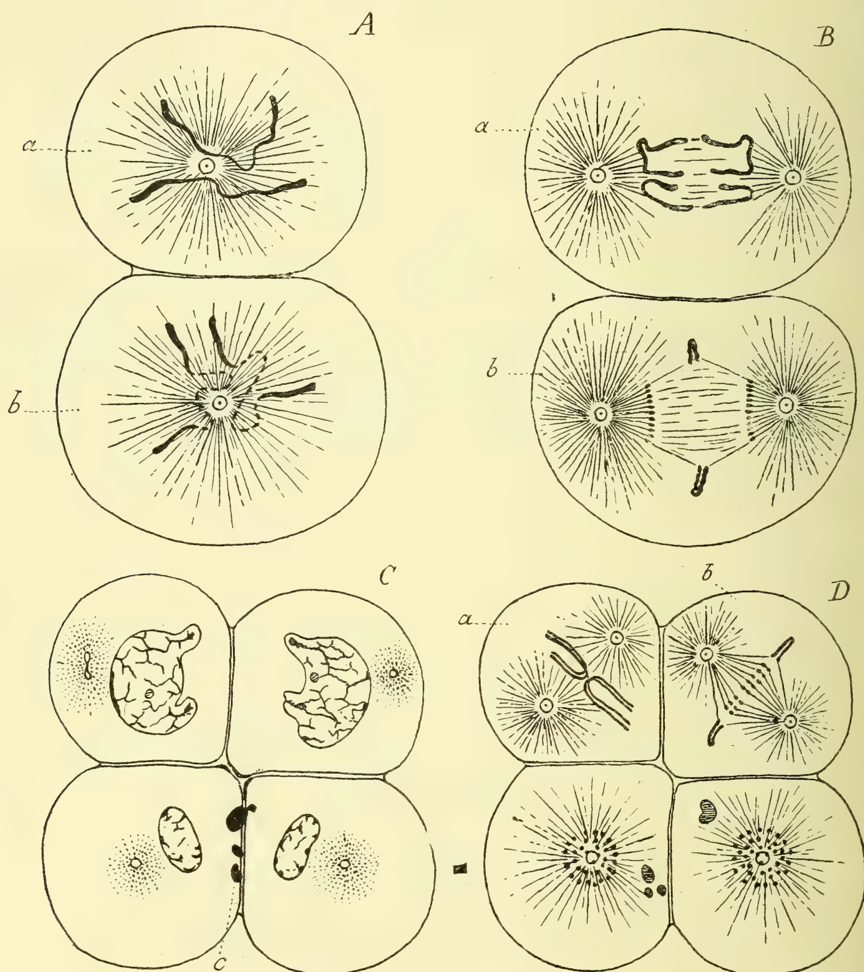


Fig. 242. — *Différenciation des cellules germinatives dans la segmentation de l'œuf d'Ascaris.* D'après Boveri.

A, stade à deux blastomères : *a*, cellule-souche de laquelle naîtront les cellules germinatives ; *b*, cellule somatique initiale. — B, le même stade, vu de côté, à une phase plus avancée de la division, montrant les deux types de mitose et la destruction d'une partie de la chromatine dans la cellule somatique initiale *b*. — C, stade à quatre blastomères ; grosseur inégale des noyaux dans les cellules issues de la cellule-souche et dans celles qui proviennent de l'initiale somatique ; dans ces dernières une partie de la chromatine *c*, a été éliminée et se détruit. — D, division des quatre blastomères (troisième clivage de l'œuf) ; dans les deux cellules inférieures ou somatiques, ainsi que dans l'une des deux cellules filles de la cellule-souche *b*, la chromatine se détruit ; elle ne persiste en entier, sous forme de longs chromosomes, que dans la cellule-mère germinative *a*.

en plus étroite et précise, à mesure que la segmentation de l'œuf se poursuit et que le développement embryonnaire progresse, séparant d'abord dans les deux premières cellules de segmentation deux grands groupes de cellules,

deux sortes principales de formes cellulaires, deux vastes catégories de structures et deux séries distinctes de propriétés physiologiques ?

Certains faits autorisent à croire à cette différenciation précoce. Le suivant est le plus connu et le plus important que l'on puisse citer.

Boveri a montré que dans la segmentation de l'œuf d'*Ascaris* on pouvait distinguer, grâce à l'état particulier de la chromatine nucléaire, des « cellules somatiques » initiales de toutes les cellules qui président à la vie individuelle et fournissent les tissus du corps, et « une cellule germinative » chargée de la reproduction de l'espèce et de la conservation du principe spécifique (fig. 242). La différenciation des cellules germinatives en cellules initiales des organes de reproduction peut encore s'exprimer d'une autre manière que dans le cas de l'Ascaris et d'après l'observation de Boveri. Dans la segmentation des œufs de *Cyclops*, le processus de division cellulaire s'accomplit d'une façon particulière qui lui vaut le nom d'hétérotypique ; toutes les cellules de segmentation de l'œuf présentent d'abord ce mode particulier, qui s'efface ensuite peu à peu dans toutes les cellules à une phase plus avancée de la segmentation, pour reparaître enfin à une troisième période dans les seules cellules germinatives (Haecker).

De même, d'après d'autres observations (de van Beneden, par ex.), portant sur des objets différents, tels que l'œuf des Mammifères, on pourrait distinguer, dès la première segmentation, entre une cellule ectodermique ou initiale de l'ectoderme, et une cellule entodermique initiale de l'entoderme.

Ainsi le premier plan de segmentation de l'œuf y séparerait deux cellules correspondant à deux groupes d'organes de l'adulte, qui sont bien différents. Dans chacune des moitiés de l'œuf non encore segmenté se trouverait donc contenue l'ébauche de ces deux groupes d'organes. Et en généralisant, les principales catégories d'organes de l'adulte auraient dans l'œuf et dans les cellules embryonnaires qui lui succèdent immédiatement une place déterminée. Elles seraient localisées dans l'œuf et dans les cellules qui en dérivent, chaque organe à sa place, chaque cellule de cet organe aussi ; la segmentation ne ferait que séparer les divers rudiments les uns des autres. L'œuf serait donc *hétérogène* ou *anisotrope* ; il aurait dans ses différents points une structure différente correspondant aux diverses parties du futur animal.

2° DIFFÉRENCIATION DES FEUILLETS DU BLASTODERME. SPÉCIFICITÉ CELLULAIRE.

A un stade plus avancé du développement embryonnaire, les cellules de segmentation, après avoir passé par plusieurs phases embryonnaires, s'agencent d'ordinaire en une membrane, le *blastoderme*, composé lui-même de feuillets superposés.

Il y a un feuillet ectodermique, un feuillet entodermique, un feuillet mésodermique. Que sont ces feuillets blastodermiques ? Représentent-ils des organes rudimentaires à fonctions latentes, mais à tendances nettement distinctes ? Peut-on espérer trouver en chacun d'eux tout le matériel cellu-

laire destiné à former telle ou telle catégorie de cellules différenciées et pourvues de fonctions spéciales ? Le feuillet ectodermique sera-t-il exclusivement sensible, ne fournissant que les éléments du système nerveux et des sens ; le feuillet entodermique sera-t-il uniquement végétatif et nutritif, ne donnant que les éléments absorbants du tube digestif et les cellules sécrétantes des glandes ; le feuillet mésodermique ne sera-t-il que la source des cellules musculaires ? Pourra-t-on parler de tissu entodermique, de tissu mésodermique, ces expressions désignant la forme embryonnaire des tissus sensible, nutritif, musculaire ? Prenons un exemple.

L'ectoderme fournira : des cellules épidermiques qui joueront essentiellement le rôle d'éléments impressionnables par les agents extérieurs et accessoirement celui d'éléments de protection et de recouvrementpour les masses sous-jacentes du corps; et des cellules nerveuses qui, de superficielles qu'elles étaient, s'enfonceront dans l'épaisseur du corps et seront pour ainsi dire des éléments de sensibilité du deuxième degré, recevant des premières restées à la surface les impressions sensibles, élaborant ces impressions et transformant la sensation en une perception, transmettant l'ébranlement nerveux à l'organisme entier. Pourra-t-on donc, à ce moment, parler de tissu épidermique et de tissu nerveux?

Mais voici qu'avançant toujours dans le développement embryonnaire nous verrons le tissu épidermique se différencier en éléments de toutes sortes. Si un certain nombre de cellules gardant les caractères primitifs forment un tissu épidermique ordinaire, nous en voyons d'autres qui s'allongent en fibres et deviennent fibres du cristallin de l'œil ; en voici qui se calcifient et deviennent prismes de l'émail des dents ; en voici qui se mettent à sécréter de la graisse et deviennent des éléments glandulaires, qu'on pourrait confondre, n'était la question d'origine, avec des éléments glandulaires venus du tissu entodermique. Même différenciation dans le tissu nerveux primitif. Voici des éléments qui fonctionnent comme cellules nerveuses, mais en voilà d'autres qui, déchus de cette fonction, sont de simples cellules de soutien pour les précédentes.

Cette revue rapide du développement embryonnaire nous montre les cellules se dégageant les unes des autres, et l'organisme se déplissant pour ainsi dire, se développant à partir de l'œuf où il était contenu en germe sous des dimensions réduites et comme à l'état latent. Les tissus sont hiérarchiquement distribués dans le temps et dans l'espace. Dans l'espace, c'est ici, à la surface du corps, un tissu ectodermique ; c'est là, dans la profondeur de l'organisme, un tissu entodermique ; c'est ailleurs, entre les deux, un tissu mésodermique. Dans le temps, il apparaît un tissu ectodermique, dans une toute première phase du développement de l'embryon ; puis, les tissus épidermiques et nerveux, formations du deuxième degré, succèdent dans une deuxième époque au tissu ectodermique et viennent se placer en deux endroits différents du corps ; puis, dans une troisième période embryonnaire, aux dépens de ces tissus du second degré, s'en différencient un grand nombre d'autres, tous distincts et tous ayant dans l'organisme une place marquée : le tissu épidermique, par exemple, donnant le tissu épidermique proprement dit, le tissu cristallinien, le tissu de l'émail dentaire, le tissu glandulaire, qui forme les glandes de la peau, etc.

De la sorte, on pourrait classer les tissus en ordres, familles, genres, espèces et dresser un arbre généalogique des tissus.

Cette conception générale de l'évolution de l'organisme embryonnaire, de sa différenciation histologique, veut que chaque cellule porte avec elle ses caractères spécifiques, qui feront d'elle et de ses descendants soit une fibre-cellule du cristallin, soit un prisme de l'émail, soit une cellule glandulaire graisseuse. C'est le principe de la *spécificité cellulaire*, tel qu'il a été posé par Weismann, Bard, Renaut, Hansemann et d'autres. Pour comprendre comment s'établit la spécificité cellulaire, on peut admettre, avec Hansemann, par exemple, que chaque cellule contient en puissance tous les caractères des cellules qui doivent en dériver, contenus dans autant de plasmas distincts, *a*, *b*, *c*, *d*, etc. En se divisant, elle léguerait à chacune de ses cellules-filles tout ce qui est nécessaire pour elle, et seulement cela, de telle sorte que les cellules deviendraient de plus en plus différenciées. Le mécanisme, à cet effet, ce sont des divisions hétérogènes telles, que les plasmas représentatifs des caractères, et ces caractères par conséquent, soient différents dans les deux cellules-sœurs. L'une de celles-ci, par exemple, si la cellule-mère contenait *a-z* plasmas, n'héritera que de *a-m*, tandis que l'autre recevra en héritage le restant *m-z* des plasmas maternels. C'est là, bien entendu, moins une explication, qu'une représentation algébrique du phénomène.

3° CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA THÉORIE

Cette première théorie générale de la différenciation cellulaire, qui vient d'être exposée, prend des aspects et des noms différents, suivant qu'on l'applique aux différents moments de l'évolution de l'être et selon aussi qu'elle adopte tel ou tel autre point de vue. Aux trois grandes périodes, ovulaire, embryonnaire et adulte, du développement individuel, elle répond au problème de la différenciation par les notions de l'isotropie de l'œuf, des feuillets-organes différenciés, de la spécificité cellulaire.

Cette théorie, examinée au point de vue du plan général de construction de l'organisme, exige que chacune des cellules, chacun des organites, chacun des organes ait sa place marquée dans cet organisme, à quelque période qu'on le considère. Telle cellule du foie, tel lobule du foie doit être représenté dans telle cellule de cette région du feuillet entodermique du blastoderme ; le foie tout entier est présent dans une cellule du germe embryonnaire. C'est là le *principe de la région organogène du germe*, établi par His, principe d'après lequel chaque région de l'ébauche embryonnaire donne naissance à un certain organe ou à de certaines cellules et pas à d'autres.

La même théorie générale, envisagée au point de vue, si l'on veut, du matériel de construction de l'organisme, exige que les caractères spécifiques soient représentés pas des particules ; c'est donc une théorie « micromériste » suivant l'expression de Delage. Ces particules doivent être juxtaposées dans l'œuf et dans les cellules suivantes dont la segmentation triera les éléments. Les uns ont placé dans le cytoplasme de l'œuf les matériaux différents

dont le futur organisme est bâti ; pour eux, le cytoplasme ovulaire est hétérogène, anisotrope. C'est là la *théorie de l'anisotropie de l'œuf* proprement dite. Pour Roux, les particules représentatives des parties différentes de l'organisme adulte sont contenues non dans le cytoplasme, mais dans le noyau, où elles sont disposées comme les nombreuses pièces d'une mosaïque ; le but de la segmentation est de séparer ces matériaux nucléaires qualitativement différents. C'est là la *théorie de la mosaïque* de W. Roux.

La doctrine de l'anisotropie de l'œuf, et la théorie de la mosaïque, le principe de la spécificité cellulaire et celui de la région organogène du germe forment ensemble une grande conception théorique, une théorie d'ensemble dite de la *Prédétermination* ou *Préformation*, qui n'est elle-même qu'un cas particulier, biologique, de la théorie philosophique et métaphysique de la prédestination et de l'harmonie préétablie. Elle nous montre en effet les cellules différenciées dès l'origine ou du moins prédestinées et déterminées ; elle les met d'avance dans un endroit de l'œuf et pas dans un autre, chacune à sa place comme en un plan réduit dont le développement assure l'évolution régulière de l'individu.

Article. 2. — DEUXIÈME THÉORIE.

On vient de lire l'exposé d'une théorie générale de l'évolution cellulaire dans l'organisme, qui, sous les divers points de vue où nous l'avons considérée, paraît extrêmement satisfaisante, et qui, cependant, on va le voir, ne résiste pas aux faits. La valeur de cette théorie générale doit être éprouvée successivement aux trois périodes principales du développement.

1° INDIFFÉRENCE DES PREMIÈRES CELLULES DU GERME. ISOTROPIE DE L'ŒUF.

Il faut d'abord prouver que l'œuf, avant toute segmentation, est hétérogène ou anisotrope, et que les premières cellules qui en dérivent sont déjà différenciées. Or les faits de différenciation précoce des premiers blastomères, que nous avons produits plus haut à l'avantage de la première théorie, ont été contestés et n'ont pas été retrouvés chez divers Mammifères pour plusieurs embryons. La valeur de la différenciation établie par Boveri dans l'œuf d'Ascaris a paru aussi fort problématique à plusieurs auteurs, et Wilson a conclu que les cellules germinatives ne sont pas prédéterminées, qu'elles ne diffèrent des cellules somatiques que par la taille, l'accumulation des matières nutritives et la richesse plus grande du noyau en chromatine. La théorie de l'anisotropie de l'œuf et de la prédétermination des cellules du germe n'est donc pas inattaquable sur le terrain de l'observation pure.

Mais voici surtout toute une série d'expériences très remarquables et fort intéressantes qui vont tout à fait à l'encontre de la théorie. Ces expériences ont été surtout faites sur des œufs de Batraciens.

Selon l'observation de Roux, le point par où, lors de la fécondation, le

spermatozoïde pénètre dans l'œuf de la Grenouille n'est pas fixe, et cependant c'est ce point qui détermine la direction du premier plan de segmentation (fig. 243). Les deux premières cellules ou blastomères qui séparent ce plan sont donc faites avec des parties de la substance de l'œuf qui ne sont pas toujours les mêmes, puisque la direction du premier plan de segmentation varie, comme varie le point d'entrée du spermatozoïde. C'est aussi à ce point d'entrée que correspond la future face ventrale de l'animal. La région ventrale de la Grenouille peut donc provenir de parties différentes de l'œuf.

Pflüger et les Hertwig ont mis un œuf de Grenouille en situation forcée, c'est-à-dire qu'ils ont incliné plus ou moins son axe sur la verticale. Or,

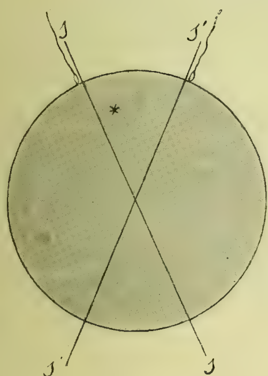


Fig. 243 A. — *Schéma pour la direction du premier plan de segmentation de l'œuf. variant selon le point d'entrée du spermatozoïde dans l'œuf.*

Le plan de segmentation, étant donné dans un premier cas par la ligne *ss*, devient. dans un second cas, la ligne *s's'*. Un point * du corps ovulaire qui, dans le premier cas, appartenait à la cellule droite, fera partie, dans le second cas, de la cellule gauche.

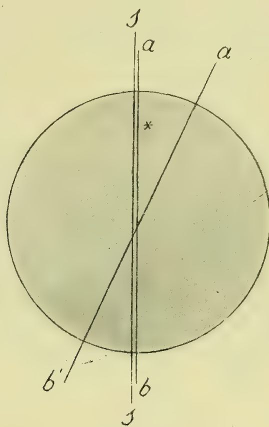


Fig. 243 B. — *Schéma du plan de segmentation dans un œuf en situation normale et forcée.*

ab, axe de l'œuf en situation normale. — *a'b'*, axe de l'œuf en situation forcée ; il est oblique sur la verticale. Le plan de segmentation *ss* demeure néanmoins vertical dans les deux cas. Un point * du cytoplasme ovulaire qui, dans l'œuf normal, était compris dans la cellule de droite, appartiendra à la cellule de gauche dans le cas de situation forcée.

quelle que soit la position donnée à l'œuf, les premiers plans de segmentation étaient toujours verticaux (fig. 243, B). De même, en comprimant un œuf entre deux lames de verre, de quelque façon que cet œuf soit orienté, les premiers plans de segmentation étaient toujours perpendiculaires aux lames. La segmentation répartissait donc entre les premiers blastomères des portions de l'œuf différentes suivant les cas ; autrement dit, ces blastomères empruntaient leur subtance à des régions de l'œuf qui n'étaient pas toujours les mêmes.

Enfin, une série d'expériences apportent des arguments péremptoires contre la théorie de l'anisotropie de l'œuf. Chabry a inauguré une méthode expérimentale qui consiste à retrancher une, deux ou plusieurs cellules à un œuf en voie de segmentation ; il a obtenu de cette façon des demi-embryons qui, suivant la phase de développement qu'ils avaient atteinte, figuraient des semi-blastula, des semi-gastrula, etc. Le résultat est favorable à la théorie. Mais les auteurs, qui ont continué dans la voie expérimentale tracée par Cha-

BRY, tels ROUX, DRIESCH, MORGAN, WILSON, HERLITZKA, avec un demi-œuf, avec l'une seulement des deux premières cellules de segmentation, avec un quart, un huitième même de cet œuf, c'est-à-dire avec un seulement des quatre ou huit premiers blastomères, ont obtenu un animal entier et bien conformé, mais seulement plus petit (fig. 244 et 245). C'est donc là un résultat défavorable à la théorie de l'œuf anisotrope, puisque, dans une portion même petite de l'œuf, il y a tout le matériel nécessaire pour réaliser les organes d'un être entier et parfait.

De tous ces faits expérimentaux il résulte que le protoplasma de l'œuf est *homogène*, *isotrope*, capable d'engendrer par telle ou telle autre de ses parties non seulement un organe donné, mais même un animal entier. Les premiers blastomères en lesquels l'œuf se décompose sont indifférents, non différenciés, parce qu'ils peuvent donner n'importe quel organe, parce qu'ils

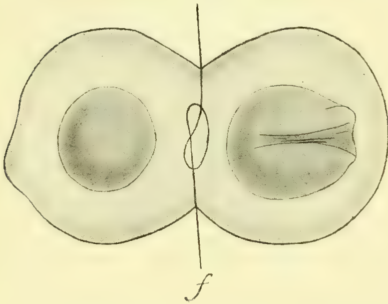


FIG. 244. — *Développement d'un blastomère de Triton isolé par la méhode d'Herlitzka.*

Un seul des deux blastomères (celui de droite) s'est développé et présente déjà des organes caractéristiques de l'ébauche embryonnaire, tels que la gouttière nerveuse. L'autre blastomère n'a éprouvé aucun développement. En *f*, le fil qui a servi à séparer les deux blastomères. D'après HERLITZKA.

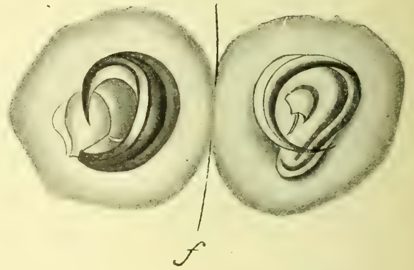


FIG. 245. — *Développement de deux blastomères d'un œuf de Triton séparés l'un de l'autre par le procédé d'Herlitzka.*

Les deux blastomères, séparés par un fil de soie *f*, se sont développés chacun en un embryon complet, qui est près d'éclore. D'après HERLITZKA.

peuvent même fournir le tout. Donc la théorie de l'anisotropie de l'œuf, de la mosaïque, doit être rejetée, et celle de l'isotropie installée à sa place.

2° NON-SPÉCIFICITÉ DES FEUILLETS DU BLASTODERME. FAITS CONTRAIRES A LA SPÉCIFICITÉ CELLULAIRE.

S'adressant ensuite à une deuxième période du développement embryonnaire, à celle où les feuillets du blastoderme se constituent, que doit-on penser de ces feuillets et des cellules qui les composent ? Ces feuillets sont-ils de véritables organes embryonnaires, dans chacun desquels on peut fixer, suivant le principe de la région organogène du germe, la place occupée d'ores et déjà par les organes définitifs de l'être ? Les cellules composantes de ces feuillets et les cellules qui en dériveront sont-elles spécifiées, obéissent-elles dans leur différenciation ultérieure au principe de la spécificité cellulaire et

forment-elles un arbre généalogique ? C'est ce qu'admettait, on s'en souvient, la première théorie ; c'est ce que des arguments variés permettent de réfuter.

D'abord, s'il en est ainsi, comment se fait-il que des branches différentes, c'est-à-dire issues d'une souche différente, portent des fruits semblables, c'est-à-dire identiques par leur forme et équivalentes par leur fonction ? Il y a des fibres musculaires lisses ectodermiques, comme il en est de mésodermiques et aussi d'entodermiques. C'est donc que la spécificité cellulaire était la même dans deux cellules appartenant cependant par leur origine à des ordres absolument différents.

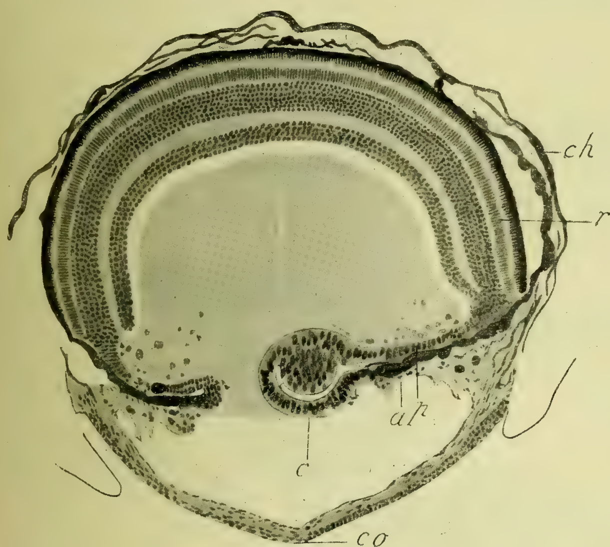


Fig. 246. — *Coupe méridienne d'un œil d'une larve de Triton treize jours après l'extirpation du cristallin, formation d'un nouveau cristallin.*

c, cristallin appendu à la partie rétinienne de l'iris qui l'a formé. — *a* et *p*, les deux feuillets antérieur et postérieur de la partie rétinienne de l'iris. — *r*, rétine proprement dite. — *ch*, choroïde. — *co*, cornée à l'endroit de la plaie opératoire actuellement cicatrisée. D'après Erik Müller, un peu schématisée.

L'étude des cas de régénération et de bourgeonnement vient encore prouver la non-spécificité des feuillets germinatifs. Si, le plus souvent, les organes se régénèrent aux dépens de cellules provenant du même feuillet que celui qui leur a donné naissance chez l'embryon, il n'en en est pas toujours ainsi. On a rassemblé sous le nom d' « hétéromorphose d'origine » (Bergh, Labbé) ou sous celui d' « hétéroblastie » (Salensky) les cas dans lesquels un organe provenant d'un certain feuillet se forme, dans la régénération ou le bourgeonnement, aux dépens de cellules dérivées d'un feuillet différent. Ainsi, en étudiant le bourgeonnement chez les Ascidies composées, Hjort et Caullery ont vu que les organes importants du bourgeon de l'animal nouveau se développent aux dépens d'éléments de l'animal-souche, qui tantôt sont d'origine ectodermique, tantôt d'origine entodermique, quelle que soit l'origine ecto ou entodermique de ces organes chez l'embryon. Il est donc difficile d'admettre que les cellules qui composent les feuillets germinatifs et que ces feuillets eux-mêmes par conséquent sont empreints d'une spécificité telle que leur évolution ultérieure soit irrévocablement fixée, et l'on pourra conclure, d'un ensemble imposant de faits rassemblés par Saint-Remy, à la non-spécificité des feuillets.

La spécificité cellulaire est tout aussi illusoire si l'on considère les organismes adultes ou presque développés, qui ont en tout cas dépassé depuis

longtemps le stade embryonnaire des feuillets du blastoderme. Comment alors expliquer que des cellules différenciées, spécifiées, puissent fournir à un moment donné, dans les cas de pseudarthrose, de placenta extra-utérin, de tumeurs, et dans les cas de régénération locale d'organes, des cellules qui se différencieront dans un sens tout à fait imprévu et deviendront complètement différentes des cellules-mères par leur forme et par leur fonction ?

La régénération du cristallin chez les larves d'Amphibiens Urodèles, observée par Colucci, G. Wolff, E. Müller, Fischel, Brachet, etc., est un des phénomènes les plus curieux que la biologie expérimentale ait enregistrés dans ces derniers temps. Si l'on extirpe le cristallin d'une larve de

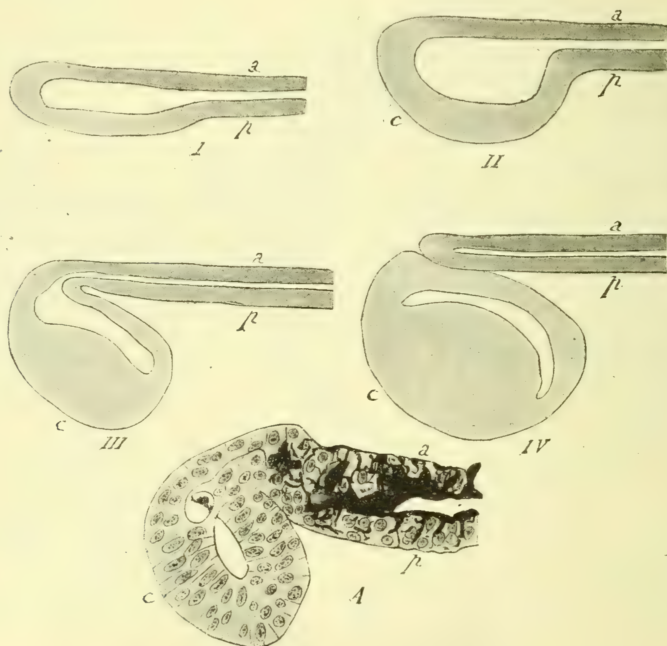


Fig. 247. — *Phénomènes de la régénération du cristallin chez des larves de Salamandre.* D'après Brachet et Benoit.

I-IV, schémas montrant les quatre stades principaux de la formation et de la réparation du cristallin. — A, coupe du cristallin en voie de régénération, neuf jours après l'opération. — *a*, *p*, feuillets antérieur et postérieur de la partie iridienne de la rétine. — *c*, cristallin.

Triton ou de Salamandre, on voit se former un cristallin nouveau aux dépens de cette couche épithéliale qui tapisse la face postérieure de l'iris et qui n'est autre qu'un prolongement de la rétine (fig. 246 et 247). Il y a donc là un fait d'hétéromorphose, puisque des cellules qui se rattachent à la rétine ont engendré des éléments du cristallin. Le fait a été diversement apprécié, au point de vue de la doctrine de la spécificité, les uns ayant voulu en tirer un argument contre elle, les autres au contraire le faire servir à sa défense. Nous voyons, il est vrai, ici des éléments rétiniens fournir des éléments d'un organe, le cristallin, qui reconnaît la même origine que la rétine et comme celle-ci est ectodermique, et il semble que la théorie de la spécificité en soit fortifiée. Mais, d'autre part, bien que de même provenance embryologique

que le cristallin, la rétine est tout à fait autre chose que ce dernier, et les éléments de la couche rétinienne de l'iris auraient dû, en régénérant un cristallin, sacrifier et perdre toute la somme de différenciations acquise pendant le long intervalle qui sépare la formation des feuillets germinatifs de celle de la rétine. La difficulté qu'elles auraient eue à perdre ces caractères de différenciation dispose à penser bien plutôt qu'elles ne les avaient pas acquis, qu'elles n'étaient pas spécifiées.

Voici maintenant un placenta extra-utérin, développé non pas comme d'habitude, dans la cavité utérine, mais dans la cavité abdominale et aux dépens du péritoine. Les cellules de l'épithélium péritonéal, pour le constituer, ont formé des éléments placentaires alors qu'elles n'étaient pas destinées à cette fabrication, dont les cellules de l'utérus avaient le monopole. Il faut donc admettre ici encore une aptitude soudaine des cellules de l'épithélium péritonéal qui compromet fort leur caractère d'absolue spécificité.

Les explications de ce fait et d'autres analogues qu'ont proposées Virchow et Hansemann ne sont pas pleinement satisfaisantes. Virchow avait, pour expliquer ces bizarreries de la nature, sa théorie de la métaplasie et l'hypothèse des cellules restées embryonnaires et indifférentes dans un organe donné et capables de se différencier à un certain moment dans un sens nouveau. Mais ces cellules embryonnaires, peut-on nous les montrer, et ont-elles des caractères qui les distinguent des autres ? Hansemann imagine pour explication l'hypothèse des plasmas accessoires Soient trois plasmas *a*, *b*, *c* ; une cellule-mère contient 4 *a*, 4 *b*, 4 *c* ; elle se divise en deux cellules-filles A et B, dont chacune hérite d'une égale quantité de *b* et de *c*, mais A prend 3 *a*, tandis que B ne reçoit que 1 *a* ; A est donc plus riche en plasma *a*, plus différencié dans le sens *a*. Si la cellule A distribue inégalement à ses deux cellules-filles C et D le plasma *a*, et si cette distribution inégale continue pour les autres plasmas, ceux-ci finiront par être complètement triés. La séparation n'est cependant jamais complète, ni définitive ; car à côté du plasma principal la cellule contient en moindre proportion des plasmas accessoires. Ceux-ci peuvent à un moment donné reprendre le dessus, étouffer le plasma principal et par suite changer du tout au tout les caractères morphologiques et les aptitudes physiologiques de cette cellule. Mais ce que Hansemann ne dit pas, c'est la raison de ce renouveau des plasmas accessoires et de leur victoire sur le plasma principal.

Si au stade de développement où l'œuf comprend déjà 4-8-16 blastomères, un de ceux-ci est encore capable de reproduire tous les organes, tous les tissus, pourquoi n'en serait-il pas de même plus tard, pourquoi une cellule quelconque de l'organisme ne pourrait-elle pas engendrer une partie au moins de l'individu ? La question, que nous ne pouvons qu'indiquer ici, revient à savoir quand la différenciation cellulaire définitive s'établit et si elle s'établit jamais.

3° CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME THÉORIE SUR LES CARACTÈRES ET LA MARCHE DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

Voici les conclusions qui se dégagent de la discussion précédente :

Les premiers blastomères sont indifférents, car un seul d'entre eux peut donner naissance à un germe entier.

Les feuillets ne sont que des catégories temporaires, sans valeur absolue ni réelle de famille, de genre ; ce sont des arrangements du matériel cellulaire disposé en épithéliums, et non pas des organes ou des tissus.

De même plus tard. Les cellules ne sont pas rangées dans l'organisme par familles et par genres naturels, où vivent côte à côte celles qui ont des affinités morphologiques et structurales, comme en un jardin botanique classiquement ordonnancé, où le système violentant la nature rapproche de force, pour des ressemblances de forme et de constitution, des plantes de rocailles et des plantes aquatiques. Si cependant le jardin botanique devait être un plan réduit et instantané représentant véritablement un coin et un moment du règne végétal en évolution, le caractère artificiel de ce jardin ne le permettrait pas. Bien que de constitution pareille, les plantes aquatiques et de rocaille ne pourraient se développer en grand, continuer à vivre dans des conditions moyennes, défavorables aux unes comme aux autres. Il faudrait (et c'est ce qu'on fait dans les jardins modernes), pour que le jardin reproduisît la nature en mouvement, donner aux plantes de rocaille la rocaille et l'eau aux végétaux aquatiques. Il faudrait, autrement dit, tenir compte non seulement des ressemblances morphologiques sans s'inquiéter de savoir comment elles se sont produites, mais des analogies physiologiques qui ont produit les formes semblables. Il faudrait faire entrer en jeu la fonction, en produisant des conditions extérieures variées.

De même ici, les cellules n'ont leur forme, leur structure caractéristiques qu'en raison de leur fonction. Et elles n'ont telle fonction qu'en raison de la place qui leur est donnée dans l'organisme et des rapports qu'elles ont soit entre elles, soit avec le monde extérieur. La différenciation cellulaire, qui fait les sortes de cellules, de tissus, d'organes et même d'individus, qui nous donne l'illusion de genres, de familles et de classes, n'est que la manifestation de *l'excitation fonctionnelle*, comme Roux a nommé cette cause en apparence irréductible qui agit du dehors sur l'élément cellulaire. Les influences extérieures à la cellule pèsent sur sa destinée depuis son origine jusqu'à sa fin, depuis l'œuf jusqu'aux cellules les plus différenciées. Elles ont d'autant plus de prise, ou, ce qui revient au même, elles ont besoin pour produire une réaction d'être d'autant plus faibles que la cellule est plus jeune, parce que l'hérédité est moins forte en elle ; ce qui veut dire parce qu'elle a été moins modifiée par des influences antérieures et non parce qu'elle contient plus de plasmas d'une sorte que d'une autre. Dans l'évolution progressive normale de l'individu ou de l'espèce, la forme cellulaire va se caractérisant toujours mieux, parce que la différenciation cellulaire va s'approfondissant et parce que l'excitation fonctionnelle va parallèlement en se fortifiant et se précisant.

C'est ainsi qu'il faut comprendre le caractère général de la différenciation cellulaire et la cause fondamentale qui la produit. En face de la théorie de la préformation s'élève celle de l'*épigénèse*, dont Hertwig, Roux, Driesch, Delage, Wilson, Herlitzka, etc., sont, avec des variantes importantes, et que cependant nous devons laisser de côté, les principaux représentants. C'est une théorie évolutionniste ; elle fait évoluer les cellules et les organismes en

fonction des conditions extrinsèques, des influences extérieures; elle *fait de la fonction une condition de la forme, et des agents extérieurs les déterminants de la fonction.* Conformément à ce principe, nous aurons pour première tâche, en étudiant chacune des grandes catégories cellulaires que nous distinguerons dans l'organisme animal, à tracer le tableau de la situation faite à la cellule en voie de différenciation, à fixer ce qu'il y a d'essentiel et de constant dans sa fonction et par suite à déterminer le caractère typique de sa structure et de sa forme.

CHAPITRE II

Caractères, facteurs et procédés de la différenciation cellulaire Biomécanique de la cellule.

ARTICLE PREMIER. — CARACTÈRES (SIÈGE, DEGRÉ, NATURE, DURÉE) DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

L'exposé des théories générales de la différenciation cellulaire, fait dans le chapitre précédent, avec la conclusion qui le termine, nous indique dans quel sens nous devons chercher les facteurs de la différenciation cellulaire. C'est dans les conditions extérieures auxquelles sont soumises les cellules que nous trouverons toujours la cause déterminante de leur différenciation. L'hérédité n'est qu'en apparence une cause d'une autre nature, et les facteurs dits intrinsèques, transmis héréditairement et réalisés par la constitution cellulaire propre de chaque cellule, ne sont qu'apparemment différents des *facteurs extrinsèques*. Les *facteurs intrinsèques* ne sont que les effets, devenus causes à leur tour, de conditions extrinsèques ayant autrefois exercé leur influence; et l'hérédité n'est que la somme des caractères antérieurement acquis à la suite de facteurs extrinsèques. C'est donc à ces derniers qu'il faut rapporter en dernière analyse toute différenciation, toute évolution cellulaire. Rechercher les causes de la différenciation des cellules, c'est donc étudier les facteurs extrinsèques qui agissent sur elles, c'est faire l'étude des irritants cellulaires. Les facteurs positifs du développement sont des « forces actuelles, toutes réductibles à des effets mécaniques, physiques, chimiques ou physiologiques simples » (Delage).

Si l'on voulait mettre en place la différenciation cellulaire dans l'ensemble des phénomènes élémentaires ou cellulaires dont l'étude a été faite dans le livre précédent, on la considérerait comme un phénomène de changement de forme : changement extérieur et intérieur, lent à se produire, mais définitif, succédant à une irritation durable. Son étude constitue la *Biomécanique* (ou mécanique du développement de la cellule) : branche récente, poussée par la Biologie, et dont la puissance est devenue en peu de temps considérable.

On peut ranger sous quatre chefs principaux les caractères de la différenciation, et énoncer quelques lois générales se rapportant à ces divers caractères.

I. Siège de la différenciation.

Un premier caractère est celui du siège de la différenciation. C'est une loi que celle-ci frappe toujours la partie de la cellule qui est en rapport direct avec l'excitant, et que la structure qui en est le résultat apparaisse toujours en premier lieu là où se rencontrent le stimulus et le protoplasma. Ainsi en est-il dans la formation des cuticules, dans la différenciation des cils vibratiles, localisés à la surface libre de la cellule, tournés vers le milieu extérieur où sont les excitants qui les ont produits. Au contraire, quand une cellule nerveuse pousse par son extrémité profonde un long prolongement dans l'intérieur de l'organisme, on peut dire que c'est sous l'influence des excitations parties du milieu intérieur que ce prolongement est né et qu'il se développe de plus en plus. Dans les deux cas, il résulte de l'application de l'excitant à l'une ou à l'autre extrémité de la cellule, une différenciation polaire, c'est-à-dire la formation à l'un ou à l'autre pôle de la cellule d'une structure, d'un corps, qui font défaut à l'autre pôle. La différenciation polaire s'exprime souvent d'une façon très nette. Ainsi, dans les blastulas des embryons de Métazoaires et chez les Catallactes, qui sont constitués par une sphère cellulaire creuse, chaque cellule confine par l'une et l'autre de ses faces libres à deux milieux différents ; chacune des faces sera différemment excitée, d'où une différenciation polaire marquée par l'apparition de cils vibratiles qui manquent à l'autre face tournée vers la cavité de la sphère.

II. Degré de la différenciation.

Le degré de différenciation cellulaire des organismes varie dans des limites très considérables, depuis les êtres acellulaires jusqu'aux organismes pluricellulaires les plus compliqués.

Dans l'échelle de la différenciation se trouvent placés tout à fait en bas les êtres dits *acellulaires*, chez lesquels la masse de substance n'est pas partagée en territoires cellulaires distincts, chez qui il n'existe pas de cellules différenciées. On oppose cette structure acellulaire ou continue à la structure *cellulaire* ou cloisonnée. Il faut ici citer les Algues de la famille des Siphonocladiées (*Bryopsis*, *Caulerpa*, *Udotea*, *Vaucheria*), les thalles des Mucors, les Protozoaires multinucléés, tels que les *Opalina*, les *Myxidium*, et tous les organes à constitution symplastique des êtres supérieurs.

Il y a parmi les organismes doués de la constitution cellulaire bien des états différents, plus ou moins perfectionnés au point de vue de la différenciation cellulaire.

Une colonie linéaire de cellules, telle qu'un filament de Conferve, ne forme pas un agrégat différencié, car chaque cellule est capable de reproduire l'agrégat entier, et aucune ne se distingue des autres par une structure particulière, par une fonction spéciale (fig. 248).

Au contraire, dans certains êtres en forme de colonies massives, les cellules périphériques se distinguent des cellules centrales, parce qu'étant en contact avec le milieu ambiant, avec l'eau où vivent ces êtres, elles prennent des particularités structurales qui font défaut aux cellules centrales et, par exemple, acquièrent des fouets vibratiles. Il en est ainsi pour beaucoup de formes larvaires vivant librement dans l'eau, telles que les larves *Planula* des Hydroïdes, et pour des formes animales adultes (Dicyémides, Orthonectides et autres) dont on a voulu faire le groupe des Mésozoaires, intermédiaire aux Protozoaires et aux Métazoaires. C'est ainsi que le corps d'une larve Planula, comme celui d'un Orthonectide, se compose de cellules périphériques ectodermiques, bien différentes des cellules entodermiques centrales (fig. 249 et 250).

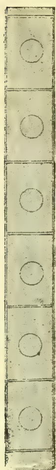


Fig. 248. — *Schéma d'un filament d'Algue* (*Conferve*) comme type d'un organisme à constitution linéaire.

Chez le plus grand nombre des Métaphytes et des Métazoaires, l'organisme est un massif cellulaire bien plus épais et plus compact, et la différenciation cellulaire devient plus profonde et plus variée. Il en résulte, particulièrement chez les Métazoaires, la différenciation de cellules de relation, destinées à mettre en rapport les cellules les plus profondes avec le milieu extérieur et entre elles (cellules sensibles et nerveuses), à mouvoir les uns sur les autres les éléments composants de l'ensemble et à déplacer l'ensemble de l'organisme lui-même (cellules musculaires), ayant encore pour but de soutenir la masse entière du corps (cellules squelettiques).

III. Nature de la différenciation.

Quant à la nature de la différenciation, elle est évidemment en rapport avec celle de l'excitation qui la produit. De là les espèces cellulaires distinctes : musculaire, nerveuse, conjonctive, etc. Cependant, il n'en est pas toujours et nécessairement ainsi. Il est remarquable en effet de voir que, dans certaines ébauches comme celles du système nerveux central et des organes des sens, des cellules embryonnaires, placées cependant dans les mêmes conditions et soumises aux mêmes influences, évoluent différemment, les unes se différenciant en cellules nerveuses et sensorielles, les autres en cellules névrogliques et de soutien. Non moins digne d'attirer l'attention est la différenciation des cellules issues d'un même épithélium germinati[f] en œufs et en cellules accessoires, celles-ci servant de nourrices et d'en[...]

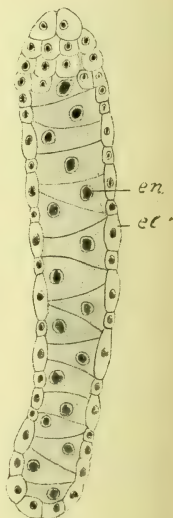


Fig. 249. — *Un Orthonectide* Rhopalura Metcknikovi. *ec*, ectoderme. — *en*, entoderme. × 370 environ. D'après Caullery e[t] Mesnil.

veloppes à l'œuf (fig. 251). Aucune influence extérieure s'exerçant sur les unes plutôt que sur les autres ne permet d'expliquer cette différenciation ; et dire que c'est une alimentation plus abondante qui permet à certaines cellules de se transformer en œufs, tandis que les autres, moins bien pourvues, sont réduites au rôle de cellules nourricières et enveloppantes, c'est-à-dire à un rôle accessoire, c'est invoquer une raison de logique et non d'observation. On est amené, à défaut d'explication, à admettre dans ces diverses cellules des dispositions innées déterminant ou tout au moins favorisant leur évolution dans deux sens différents, et l'on se sent autorisé, dans une certaine mesure, à fonder sur la nature de la différenciation la distinction de deux catégories cellulaires : des *éléments principaux* et des *éléments accessoires*. Mais la distinction, pour être admissible, ne doit s'appliquer qu'à des cellules de même origine et qui ont été soumises aux mêmes conditions de développement. Elle cesse d'être légitime, et n'a plus l'excuse de la nécessité, trans- portée à des cellules d'origine différente, comme le sont les cellules épithéliales glandulaires et les éléments conjonctifs dans un organe tel que le foie des Vertébrés. Créée uniquement pour consacrer chez des cellules de même origine le fait d'une aptitude différente, elle dégénère alors en une distinction de castes, en une distinction fondée sur une différence d'origine qui aurait entraîné l'inégalité de la fonction.

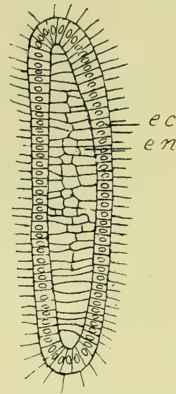


Fig. 250. — *Larve planula d'un Hydroïde* (Æginopsis mediterranea Joh. Müll.).

ec, ectoderme. — *en*, entoderme. D'après Metchnikoff, empruntée à Caullery et Mesnil.

C'est ainsi que trop souvent les médecins emploient le terme d'éléments « nobles » pour distinguer dans le cerveau, dans le foie, les cellules nerveuses et glandulaires d'avec les vulgaires éléments du tissu conjonctif.

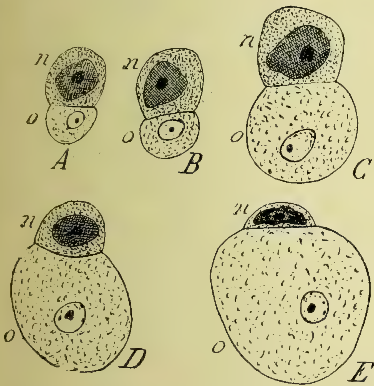


Fig. 251. — *Stades successifs des œufs dans la cavité générale d'une Annélide* Ophryotrocha puerilis. (Clapar.) *Différenciation des œufs et des cellules nourricières.*

o, cellule-œuf. — *n*, cellule-nourrice. × 270. D'après Korschelt.

IV. Durée de la différenciation.

Que faut-il penser de la durée de la différenciation ? Elle n'est certainement pas indéfinie, et la différenciation une fois acquise par une cellule ne lui imprime pas une marque ineffaçable. Les cellules peuvent échapper en effet de deux façons au moins à la différenciation qui les catégorise. Elles peuvent directement perdre leur caractère distinctif de différenciation ; telle une cellule vibratile, qui perd ses cils et devient un élément glandulaire, d'un cachet tout nouveau. Leur différencia-

tion peut encore disparaître, à la suite d'une division cellulaire, qui remet pour ainsi dire en question la différenciation et peut en changer le sens dans les cellules-filles ; c'est ainsi que nous avons vu les descendants cellulaires des éléments rétiniens, dans l'œil du Triton, devenir des éléments du cristallin, tout autrement différenciés que leurs parents. On a prétendu qu'un pareil accident évolutif ne pouvait arriver dans certaines catégories de tissus (musculaire et nerveux), parce que leurs cellules ne se divisaient jamais (*tessuti ad elementi perenni* de Bizzozero). C'est peut-être s'avancer beaucoup que d'affirmer la persistance d'un même élément musculaire ou nerveux dans tout le cours d'une existence humaine.

Article 2. — FACTEURS ET PROCÉDÉS DE DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

Nous ne pouvons songer à examiner ici d'une façon méthodique tous les procédés de la différenciation cellulaire, et nous devrons nous contenter de décrire quelques exemples.

I. Exemples de facteurs mécaniques.

Les cavités du cœur et des vaisseaux sanguins des Vertébrés sont tapissées par des cellules plates, dites cellules endothéliales, de forme générale losangique, le grand axe du losange étant dirigé suivant le cours même du sang. La différenciation de ces cellules consiste dans l'aplatissement du corps cellulaire en une lame et dans l'allongement de cette lame. Ces deux caractères reconnaissent manifestement pour cause le frottement du courant sanguin agissant toujours dans le même sens ; le procédé par lequel se réalise la forme différenciée de la cellule endothéliale est donc tout mécanique. En effet, le grand diamètre des cellules est d'autant plus long que le cours du sang est plus vite ; il l'est plus dans les artères où le courant sanguin est rapide que dans les veines et les capillaires. L'examen des deux faces d'une valvule des veines ou du cœur est tout à fait probant au sujet de l'influence morphogène exercée par le liquide circulant. Tandis qu'en effet, sur la face de la valvule tournée vers l'axe du cœur ou des vaisseaux, c'est-à-dire balayée directement par le courant sanguin, les cellules sont allongées suivant cet axe et selon la direction de ce courant, sur la face opposée des valvules, qui n'est battue que par des remous liquides irréguliers, le grand axe des losanges cellulaires est plutôt transversal. Le mécanisme morphogène se présente ici avec une simplicité très grande et donne lieu à une forme très simple aussi. Il est plus compliqué dans le cas suivant.

L'étude des cellules de la glande néphridienne chez les Hirudinées a permis à Graf d'observer un cas des plus curieux de la différenciation cellulaire et de la relation que la nature des stimulants a avec les structures cellulaires (fig. 252 et 253).

La glande néphridienne est formée d'une série de cellules placées bout

à bout (fig. 252, *n*) et s'étend depuis l'entonnoir par lequel elle s'ouvre dans la cavité générale, jusqu'au pore néphridien *p*, par lequel elle débouche à l'extérieur. Les cellules les plus internes (situées du côté de l'entonnoir) ont la structure suivante : un noyau, de forme irrégulière ; un cytoplasme, semé de vacuoles, dont chacune renferme un grain d'excrétion, que le cytoplasme a noyé dans une goutte liquide, pour s'en isoler (fig. 252, *n*). Dans les cellules suivantes se montre une nouvelle structure ; de grandes vacuoles centrales communiquent les unes avec les autres ; les vacuoles périphériques s'anastomosent en canaux irréguliers. On remarque que ces vacuoles s'ouvrent ensuite les unes dans les autres en formant de petits canaux tortueux, et on constate en outre que la masse centrale vacuolaire s'étend d'une cellule à l'autre sans interruption. C'est par fusion de ces vacuoles que prend naissance dans les cellules suivantes le canal central de la glande néphridienne, qui parcourt toute la longueur de cette glande et va s'ouvrir dans la vésicule terminale (fig. 252, *c*, *v*). Les vacuoles périphériques se réunissent à cet effet et débouchent en commun dans le canal central. Plus loin, enfin (fig. 252, *n''*), le canal central persiste seul, indivis, occupant l'axe de la cellule ; sa paroi offre une différenciation fibrillaire spéciale, sans doute musculaire (rendue schématiquement dans la figure).

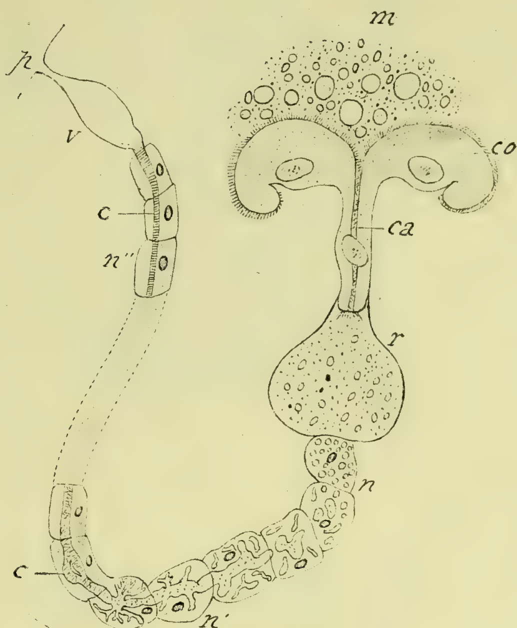


Fig. 252.— *Schéma de l'appareil néphridien d'une Sangsue montrant la différenciation des cellules successives de la glande néphridienne* D'après Graf.

m, masse formée de produits de déchet (gouttes et grains) et destinée à être excrétée. — *co*, couronne de l'entonnoir, formée de cellules ciliées ; et *ca*, canal de l'entonnoir. — *r*, réceptacle. — *n*, cellules néphridiennes les plus internes avec leur noyau et leurs vacuoles — *n'*, cellules néphridiennes pourvues d'un canal central et de diverticules ramifiés de ce canal. — *c*, canal central de la glande. — *n''*, cellules néphridiennes n'offrant plus que le canal central. — *v*, vésicule terminale. — *p*, pore néphridien.

Voici maintenant comment Graf explique la différenciation des structures qu'offrent les diverses cellules néphridiennes. Qu'on suppose la série des cellules néphridiennes réduite à un seul élément. Vers la face interne de cette cellule s'accumuleront les granules excrétés, déposés dans la cellule par le réceptaculum ; des vacuoles se formeront autour des granules (fig. 253, A). Bientôt les vacuoles rempliront toute la cellule ; celles qui sont le plus voisines de la face externe de la cel-

lule crèveront, et la cellule sera ainsi débarrassée d'une partie des produits qu'elle doit excréter, tandis que de nouveaux granules d'excrétion lui arriveront par sa face interne (B). De là un véritable courant intra-cellulaire, de l'intérieur vers l'extérieur. La rapidité de ce courant sera évidemment plus grande vers la face externe de la cellule, où les frottements sont moindres et la résistance plus faible. Le point de moindre résistance peut être considéré comme un centre de force attractif, vers lequel convergent les liquides circulants. Comme résultat, on obtiendra, dans la partie externe de la cellule, un canal unique, dans lequel s'ouvriront des canaux latéraux (C). Supposant que cette cellule unique (C), dont les diverses parties offrent les états successifs qui viennent d'être décrits, se divise en deux, trois cellules-filles ou davantage, ces cellules placées bout à bout, et formant dans leur ensemble la glande néphridienne, reproduiront successivement ces mêmes états : les plus internes percées de vacuoles, les suivantes traversées par

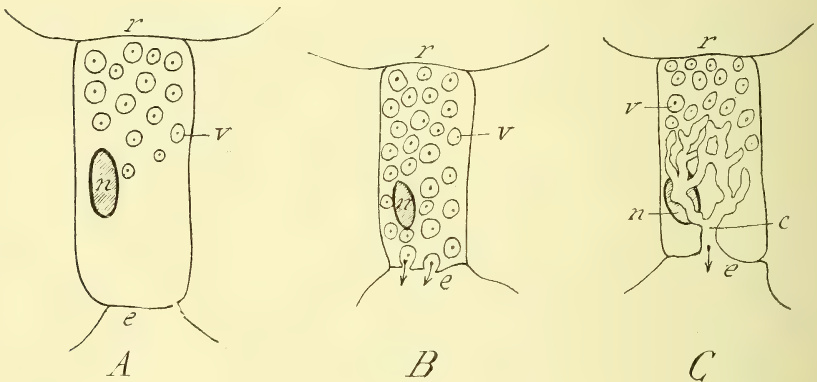


FIG. 253. — *Schémas indiquant de quelle façon on peut comprendre la genèse des structures des cellules néphridiennes chez les Sangsues.* D'après GRAF.

A, B, C, trois états successifs.— *n*, noyau.— *v*, vacuoles. – *c*, canal central et branches latérales.— *r*, face interne ou réceptaculaire de la cellule. — *e*, face externe ou vésiculaire de la cellule.

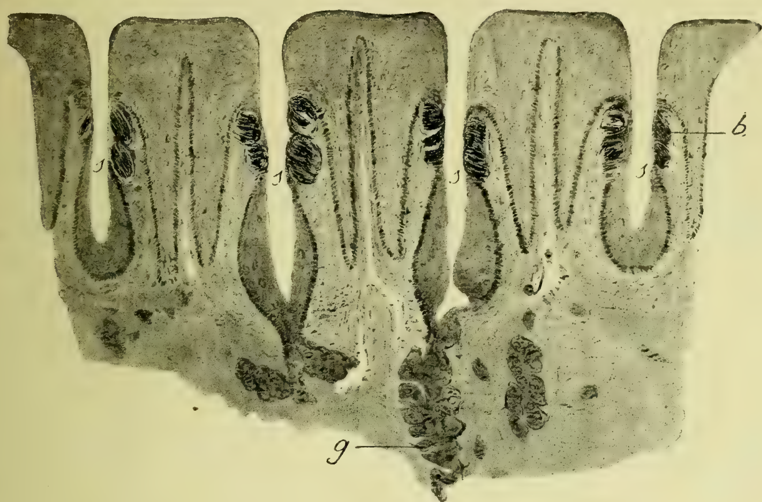
des canaux irréguliers, les plus externes perforées seulement d'un canal central.

II. Exemples de facteurs chimiques.

Veut-on maintenant des exemples de l'influence morphogène exercée par des actions chimiques dans la différenciation des formes cellulaires ?

On trouvera exposée plus loin (livre X) la question de la différenciation des produits sexuels en mâles et femelles. On y lira que la meilleure explication qu'on ait pu donner de cette différenciation est celle qui l'attribue à des conditions de nutrition, c'est-à-dire en somme à des influences chimiques ; bien nourries, les cellules sexuelles, jusque-là indifférentes, deviennent des œufs ; moins bien alimentées, elles fournissent des éléments mâles. Des faits probants ont été produits en faveur de cette explication de la différenciation sexuelle.

Voici un exemple t[illegible]t du précédent. L'attribut essentiel de la cellule nerveuse est ce prolongement, souvent extrêmement long, qu'on appelle le cylindre-axe ou axone, et qui, de la cellule nerveuse où il prend naissance va porter au loin l'influx nerveux et représente une fibre ner-



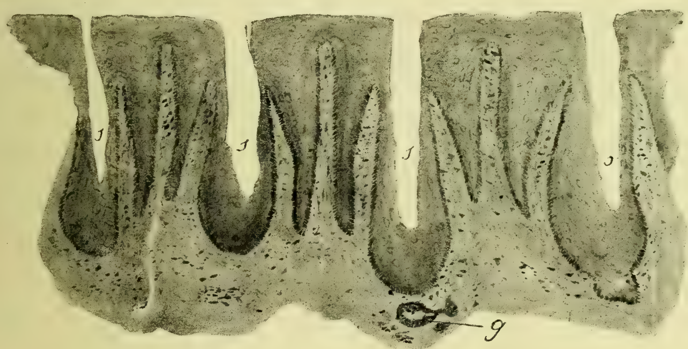


Fig. 254 et 255. — *Coupes de la papille foliée chez un Lapin normal et chez un Lapin dont le nerf glosso-pharyngien a été sectionné.*

Fig. 254. — *Lapin normal.*
Fig. 255. — *Lapin opéré (dix jours après l'opération).*

Réduction générale des dimensions de la papille foliée chez le Lapin opéré ; diminution de la hauteur des sillons *s*. Disparition complète des bourgeons du goût *b* ; atrophie des glandes séreuses *g*, qui s'ouvrent dans le fond des sillons. × 125.

veuse conductrice comparable à un fil télégraphique. Or, quelle explication donner pour cet allongement démesuré du corps cellulaire en une fibre dont la longueur peut dépasser plus de mille fois le diamètre du corps de la cellule, et comment aussi expliquer la précision avec laquelle le cylindre-axe passant à travers les tissus parvient exactement à son point de destination extrême ? C'est par des chimiotactismes qu'on a voulu, faute de

meilleure hypothèse, expliquer cette singularité de différenciation. Certaines substances chimiotactiques, fabriquées au cours du développement, attireraient de proche en proche le cylindre-axe jusqu'à le conduire à son point de terminaison.

III. Exemples d'influences physiologiques

Après les mécanismes et les chimismes, il faut faire une place parmi les facteurs et les procédés de différenciation à des actions d'essence encore inconnue qu'on pourra provisoirement qualifier de physiologiques, et dont le type est l'influence nerveuse. Des recherches de Ranvier et de Scymonowicz ont montré que les cellules tactiles de la peau doivent leur forme caractéristique et bien différenciée à l'action morphogène exercée par les nerfs qui viennent se terminer à ce niveau ; car ces cellules avant l'arrivée des nerfs étaient des éléments indifférents et ne commencent à se différencier chez l'embryon que quand les extrémités des nerfs sont parvenues jusqu'à elles. C'est donc l'influence nerveuse qui paraît avoir créé la forme de ces cellules sensorielles. C'est elle aussi qui maintient l'état différencié dans les cellules des organes des sens. Des expériences de Ranvier et d'autres auteurs sur l'organe du goût sont très probantes à cet égard. On sait que les organes du goût, situés dans la langue, sont représentés par des bourgeons épithéliaux, qui sont formés de cellules spéciales gustatives, et reçoivent les terminaisons du nerf glossopharyngien. Si, chez le Lapin, on sectionne ce nerf, de façon à annihiler l'influence physiologique qu'il exerce sur l'organe gustatif, on voit les cellules gustatives perdre en quelques jours leurs caractères d'éléments sensoriels et redevenir des cellules épithéliales ordinaires du revêtement lingual (fig. 254 et 255). L'action morphogène émanée des nerfs, l'action physiologique en somme, crée donc la différenciation cellulaire ; la cessation de cette influence physiologique nerveuse entraîne la perte de la différenciation.

CHAPITRE III

Résultats de la différenciation cellulaire. La cellule et les tissus.

Article premier. — DÉFINITION DU TISSU.

Si l'on cherche à établir dans le monde vivant une classification ou même une véritable hiérarchie, on peut y distinguer, avec Verworn, plusieurs catégories superposées les unes aux autres : la *cellule*, le *tissu*, l'*organe*, l'*individu* ou la *personne*, la *société* ou l'*état*. La cellule est l'individualité de premier ordre ; l'Infusoire Cilié *Stentor polymorphus* en est un exemple. Le tissu représente une individualité de second ordre ; telle l'Algue gélatineuse *Eudorina elegans*, formée de cellules toutes semblables par leur forme et leur fonction et constituant un même tissu. L'individualité de troisième ordre, c'est l'organe, complexe de diverses sortes d'individus de deuxième ordre, de divers tissus ; *Hydra viridis*, avec ses deux couches de tissus différents, ectoderme et entoderme, a la dignité morphologique d'un organe. Une personne, telle que l'Homme, est un complexe d'individualités de troisième ordre, d'organes. Les sociétés de Fourmis et d'Abeilles, réunion d'individus de quatrième ordre, figurent la cinquième catégorie.

Les individualités qui composent un individu d'ordre supérieur à elles ne sont pas des individualités réelles, capables de vivre isolément, mais virtuelles. Les cellules d'un tissu, les tissus d'un organe, les organes de l'Homme sont dans ce cas. Cependant, quand on parle de tissu, d'organe, on n'a jamais en vue des individus autonomes, mais seulement des composants.

Les cellules forment des tissus par leur groupement. Un tissu est un ensemble de cellules dans lequel tous les composants, sans avoir nécessairement la même origine embryonnaire, accomplissent la même fonction et sont par suite différenciés de la même façon, ayant même structure, même forme, mêmes rapports. La notion d'origine commune n'est donc pas nécessaire dans la définition du tissu, pas plus qu'on n'y introduit la question de leur disparition. On ne demande à des cellules, pour en faire un tissu, ni ce qu'elles deviendront, ni d'où elles viennent, mais ce qu'elles sont et ce qu'elles font à l'époque où on les considère. Le tissu musculaire lisse comprend des éléments d'origine sans doute bien différente et cependant tous

différenciés d'une façon unique et tous remplissant des fonctions analogues. De même, dans un pays où il y a des catégories sociales, les ouvriers, les marins, les artistes, les laboureurs, auxquelles on peut comparer les catégories histologiques principales de l'organisme : on comprend que les marins soient pris de préférence dans les familles habitant la surface du territoire qui avoisine la mer ; mais cela n'est pas absolument nécessaire, et de l'intérieur du territoire peuvent surgir d'excellents marins, dont les rapports avec les habitants de la côte auront fait par exemple la vocation. Les catégories fonctionnelle et familiale coïncident donc souvent, mais pas d'une façon nécessaire et constante.

Il faudrait bien se garder de considérer cet ensemble, le tissu, comme cet autre ensemble, l'organe. L'organe occupe une région circonscrite et déterminée de l'organisme, et à ce titre il appartient à l'anatomie, qui peut l'isoler de ses connexions et le montrer dans son entier et avec sa vraie forme ; il a chez l'embryon une ébauche définie et relève par conséquent de l'embryologie, qui nous fait assister à l'apparition de cette ébauche. Bref, la notion d'organe est une notion concrète.

Le tissu, au contraire, est chose définissable, mais pas délimitable ; la notion histologique est abstraite. Il n'y a pas un tissu musculaire ramifié dans tout l'organisme, pénétrant partout, poussant de tous côtés d'innombrables prolongements, comme pourrait le faire un organe qu'on supposerait extraordinairement irrégulier de forme et diffus. Il y a du tissu musculaire disséminé partout, dont on ne cherche pas en histologie à fixer les limites, mais qu'on caractérise une fois pour toutes, appliquant par raisonnement analogique à d'autres cellules les caractères observés chez quelques-unes. Ce procédé de l'histologie résulte d'ailleurs simplement de l'impossibilité matérielle où l'on est d'étudier une à une toutes les cellules qui représentent le tissu musculaire dans un organisme. Pour continuer la comparaison qui nous a servi tout à l'heure, tandis que dans un pays les provinces forment autant de circonscriptions naturelles ou artificielles, auxquelles correspondent les organes de l'anatomie, il y a dans ces provinces des soldats, des laboureurs, pourvus de fonctions spéciales, comme les éléments de nos tissus. Pour avoir la notion du soldat, du laboureur, point n'est besoin d'assembler tous les soldats, tous les laboureurs, dispersés dans les diverses provinces ; mais nous jugeons de tous par un seul ou par quelques-uns, persuadés qu'en raison de la fonction pareille qu'ils exercent, les autres doivent être semblables.

Article 2. — MODE DE FORMATION DES TISSUS.

Les groupements de cellules semblables, les tissus, se forment de deux manières principales ; il y a donc, selon l'origine, deux catégories de tissus.

Les uns sont dus à l'association en un « cœnobium » de cellules d'abord isolées, ou à la fusion de cellules en un syncytium ; on les appellera « tissus par association » ou « syncytiaux ». *Eudorina elegans*, l'Algue citée plus haut, et en,

général, des Algues Cénobiées (*Volvox, Hydrodictyon, Pediastrum*) (fig. 256) sont des exemples classiques de tissus par association. Dans la formation de syncytiums, il arrive habituellement que les cellules isolées qui fusionnent confondent leurs limites, de telle sorte que le tissu définitif n'est plus cellulaire, mais symplastique. Le phénomène d' « association » observé chez certains Héliozoaires relie l'un à l'autre les deux cas; on voit plusieurs individus confondre leurs corps (pseudopode, ectoplasme et entoplasme) leurs noyaux seuls restant indépendants; après quelque temps d'état syncytial et de vie commune, les individus se séparent de nouveau et reprennent leur vie indépendante ; c'est une association temporaire sous la forme d'un plasmode. Le plus souvent, la fusion syncytiale est définitive; le syncytium des Éponges, dans lequel se creusent les corbeilles vibratiles, doit son origine à la coalescence de groupes polynucléaires distincts (Delage); chez les Echinodermes, les cellules du sang, après avoir mené une vie errante, peuvent (Geddes, Theel et d'autres) s'anastomoser par leurs pseudopodes et se fusionner en masses plasmodiales.

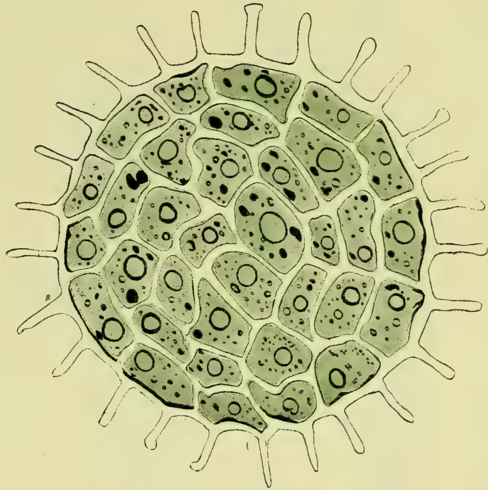


Fig. 256. — Pediastrum Boryanum, *être colonial, tissu par association.* × 370.

Mais ce n'est pas par ce mode que les tissus se forment habituellement. Ils sont dus, dans la très grande majorité des cas, à des divisions répétées, desquelles résultent des cellules-filles, qui, toutes différenciées dans le même sens et affectées de la même façon, donnent lieu au tissu. On pourra, du reste, se faire de ce processus deux idées différentes. Selon la théorie cellulaire, il apparaît comme une multiplication d'une ou de plusieurs cellules-mères, qui engendrent véritablement les éléments cellulaires dont se compose le tissu définitif. Une théorie plus récente (voir p. 44) considère l'état cellulaire comme un perfectionnement secondaire et acquis et les cellules du tissu parfait comme résultant du cloisonnement d'une masse formatrice primitivement continue. Quoi qu'il en soit, la division cellulaire ou le clivage sont la condition nécessaire de la différenciation cellulaire.

Les cellules forment ces agrégats que nous nommons les tissus en se groupant et se juxtaposant simplement. Il est ainsi un tissu épithélial uniquement formé de cellules ; de même existe un tissu musculaire constitué par des cellules allongées en fibres. Mais le plus souvent les cellules, en se réunissant en tissu, produisent, soit des appendices, soit des dépôts ou substances intercellulaires qui ne sont pas la moindre marque distinctive de ces tissus. Ainsi, pour devenir l'élément caractéristique du tissu nerveux,

la cellule nerveuse pousse un prolongement qui est la fibre nerveuse. Les cellules conjonctives, les cellules osseuses déposent entre elles des substances intercellulaires ; celles-ci sont comme un ciment caractéristique du tissu conjonctif, du tissu osseux.

Article 3. — DIVISION MORPHOLOGIQUE DES TISSUS.

Dans la distinction des espèces fondamentales de cellules et de tissus, on peut se placer à deux points de vue différents : on peut les distinguer morphologiquement ou physiologiquement.

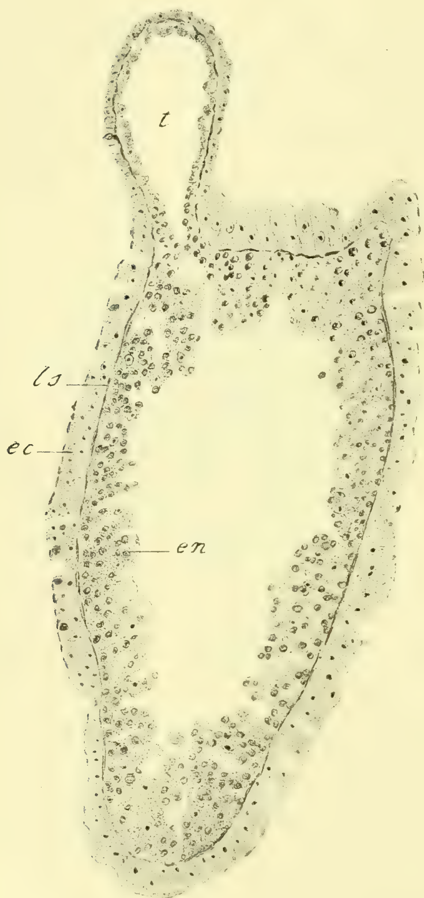


Fig. 257.— *Coupe longitudinale d'*Hydra viridis L., *avec les deux feuillets épithéliaux.*

ec, ectoderme. — *en*, entoderme. — *ls*, lamelle de soutien entre les deux feuillets. — *t*, tentacule. × 180.

Morphologiquement, il y a deux tissus principaux, *l'épithélium* et le *mésenchyme* (O. et R. Hertwig). Le tissu épithélial a deux principaux caractères : il est formé de cellules régulièrement rangées et serrées les unes contre les autres ; il limite une surface externe ou cavitaire du corps animal. L'épithélium est le plus primitif des deux tissus fondamentaux. La disposition que prennent les cellules pour le constituer est en effet la plus simple qui puisse être réalisée, et celle de laquelle les autres doivent dériver. La disposition épithéliale des cellules est en outre la seule qu'on observe chez les Métazoaires les plus simplement constitués, comme les Polypes Hydraires et les Méduses Craspédotes ; chez eux le corps ne consiste qu'en deux bandes épithéliales, l'une interne ou *entoderme*, l'autre externe ou *ectoderme*, différenciées nettement l'une de l'autre, l'une représentant la peau, l'autre fonctionnant comme intestin, entre lesquelles une lamelle de soutien peut être interposée ou bien que peut séparer une substance gélatineuse abondante (fig. 257).

Primitif, le tissu épithélial l'est encore, parce qu'il paraît le premier

dans le développement embryonnaire des êtres. La première différenciation

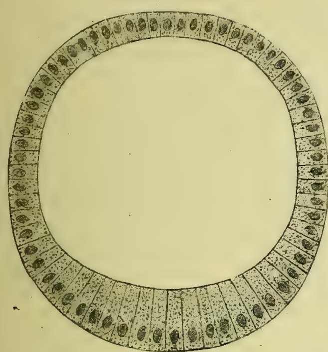


Fig. 258. — *Blastula de l'Amphioxus.*

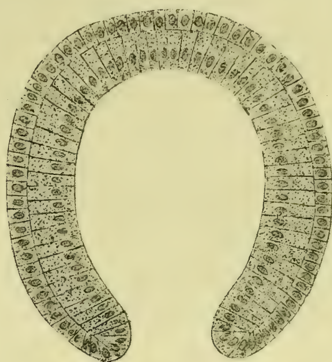


Fig. 259. — *Gastrula de l'Amphioxus.*

morphologique que manifestent les cellules issues de la segmentation de l'œuf, c'est leur arrangement en une bande épithéliale, en un *blastoderme*, limitant une cavité ou blastocœle, le tout constituant une forme larvaire, la *blastula*, extrêmement simple (fig. 258). Puis une partie de ce blastoderme s'invagine dans l'autre, de façon qu'on obtient finalement deux lames épithéliales, les «feuillets primaires du blastoderme», l'un interne, l' « entoderme », l'autre externe, l' « ectoderme »; ils se différencient l'un de l'autre, d'une façon parallèle à la différenciation qui avait amené chez les Polypes hydraires et les Méduses la distinction des deux épithéliums homonymes ; d'où une seconde forme



Fig. 260. — *Mésenchyme chez un embryon d'Orvet* (Anguis fragilis L.). *m*, cellules mésenchymateuses. — *h*, hypocorde. — *en*, entoderme (paroi du tube digestif). — *x*, endroit où les cellules entodermiques de l'hypocorde se désagrègent et deviennent cellules de mésenchyme. × 370.

larvaire, succédant à la blastula, ayant la figure d'un calice à double paroi épithélium, la *gastrula* (fig. 259).

Ainsi la forme épithéliale est à la fois la plus simple et la plus primitive que puissent présenter les cellules, c'est une forme archaïque ; l'épithélium est un *archiblaste*, suivant l'expression de His.

De cette forme primitive de tissu, de cet archiblaste, dériveront les autres tissus, soit directement par différenciation sur place des cellules épithéliales, soit indirectement à la suite d'une émigration des cellules hors de l'épithélium et par une différenciation consécutive à l'émigration. His a nommé *archiblastiques* des tissus qui, comme le tissu musculaire, le tissu nerveux, sont dus à une différenciation sur place de certains épithéliums primitifs, et il a appelé *parablastiques* ceux qui doivent leur origine à des cellules épithéliales émigrées et différenciées ensuite. L'ensemble de ces dernières constitue le *parablaste* de His, le *mésenchyme* des Hertwig.

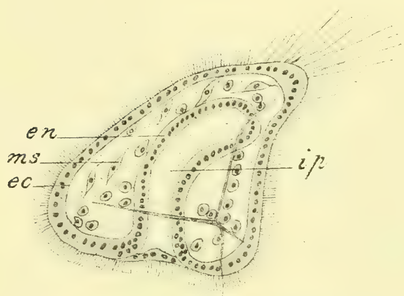


Fig. 261. — *Larve d'Oursin* (Echinus microtuberculatus Blainy.) *au stade de gastrula, avec éléments mésenchymateux.*

ec, ectoderme. — *en*, entoderme. — *ms*, cellules mésenchymateuses. — *ip*, intestin primitif (cavité de la gastrula). D'après Korscheit et Heider.

Le tissu mésenchymateux s'oppose au tissu épithélial sur les deux points principaux qui caractérisaient ce dernier ; les cellules qui le constituent sont en effet irrégulièrement distribuées et lâchement unies entre elles ; le tissu mésenchymateux est situé profondément, dans l'épaisseur même de l'organisme, et réunit les épithéliums entre lesquels il forme une masse de remplissage et de soutien, qui sert aussi à leur nutrition (fig. 260).

Il se forme aux dépens de cellules dérivées de l'épithélium, qui à une époque plus ou moins précoce du développement se sont détachées de cet épithélium et sont devenues libres. Dès les premières phases embryonnaires, dès les stades de blastula et de gastrula, on peut voir s'isoler des cellules qui sont la première indication d'un mésenchyme (fig. 261). Et plus tard, alors que les feuillets du blastoderme sont formés, et même plus tard encore, lorsque les divers organes du corps de l'embryon se sont édifiés, des cellules se détachent des lames épithéliales qui constituent ces feuillets et ces organes, et d'après nombre d'auteurs représenteront un mésenchyme secondaire (fig. 262).

Tel est le point de vue morphologique. Sous ce point de vue, on peut distinguer d'abord deux divisions principales de cellules et de tissus, les cellules épithéliales et les cellules mésenchymateuses, le tissu épithélial et le tissu mésenchymateux, l'épithélium et le mésenchyme. On peut ensuite subdiviser ces deux grandes catégories. La cellule épithéliale pourra conserver ses caractères primitifs les plus essentiels et devenir ainsi la cellule épithéliale définitive ou proprement dite, mais elle pourra se différencier et donner lieu à une cellule nerveuse, à une cellule musculaire. Des cellules épithéliales primitives descendront donc les cellules épithéliales, les cellules nerveuses, les cellules musculaires, les cellules glandulaires ; de l'épithé-

lium primordial proviendront l'épithélium définitif, le tissu nerveux, le tissu musculaire. La cellule mésenchymateuse et le tissu mésenchymateux donneront naissance à la suite de transformations variées à différentes sortes de cellules et de tissus de soutien et de nutrition ; le tissu osseux et le tissu graisseux des Vertébrés par exemple dérivent de tissus mésenchymateux.

Article 4. — DIVISION PHYSIOLOGIQUE DES TISSUS.

Considérés au point de vue physiologique, les cellules et les tissus peu-



Fig. 262. — *Origine ectodermique du mésenchyme dans la membrane natatoire dorsale d'un* Acipenser sturio L. *de 9 millimètres de long.*

e, épiderme. On en voit se détacher des cellules, produites par mitose, *m*, qui deviennent libres au-dessous de l'épiderme et formeront le mésenchyme. × 600. D'après Klaatsch.

vent se partager en plusieurs grandes catégories, correspondant aux principales manifestations de la vie, aux principales *propriétés* de la cellule devenues chez les êtres pluricellulaires perfectionnés autant de *fonctions* de l'organisme distinctes les unes des autres, et dévolues, en suite de la division du travail, à autant *d'espèces différentes de cellules*. Telles sont la fonction de sensibilité, qui est le propre des cellules sensibles, du tissu sensible (cellules nerveuses, tissu nerveux) ; — la fonction de locomotion effectuée par les cellules et le tissu musculaires ; — la fonction de nutrition, le rôle

de soutien de l'organisme, attribués l'un et l'autre tantôt à des cellules épithéliales, tantôt à des éléments mésenchymateux. — Il faut faire une place à part à la fonction de reproduction, que peuvent accomplir occasionnellement et transitoirement tous les éléments cellulaires dont l'activité n'est pas absorbée entière et sans interruption de service par l'une des précédentes obligations fonctionnelles, mais qui demeure l'apanage exclusif d'un certain nombre de cellules spéciales ou cellules germinatives.

C'est le point de vue physiologique qui sera adopté ici, parce que, sous ce point de vue, les caractères morphologiques essentiels, c'est-à-dire réellement indispensables à la fonction, se dégagent mieux des caractères morphologiques accessoires, dont la signification fonctionnelle est moindre.

Travail chimique et nutrition, irritabilité, motilité, reproduction, voilà donc les grandes fonctions de la cellule.

Dans les organismes unicellulaires et même dans les organismes pluricellulaires les plus inférieurs, au début de l'évolution des organismes les plus élevés, une seule et même cellule cumule ces diverses fonctions. S'il s'agit d'une cellule embryonnaire, qui n'a encore que des ébauches et qui ne montre que des tendances, ces fonctions vagues n'apparaissent que vaguement distinctes les unes des autres. Il en est autrement avec un organisme unicellulaire vivant d'une vie libre, qui doit se suffire à lui-même dans la lutte pour l'existence, avoir ses instruments de travail et se nourrir lui-même, porter en lui ses moyens de locomotion et ses organes de sensibilité aux excitations extérieures, se reproduire enfin. Il est tout à la fois cellule nutritive, motrice, sensible, reproductrice. Pour accomplir ces diverses fonctions, il présente ou non, selon que l'une ou l'autre est plus ou moins développée en lui, des organes spéciaux. Si son irritabilité est vive, il possède, en outre du protoplasma irritable d'une façon banale, des organes spécialement irritables, par exemple excitables particulièrement par la lumière. Nous connaissons déjà ces organes, les cils, les taches pigmentaires, les vacuoles contractiles, les squelettes cellulaires, que nous avons présentés comme organes spéciaux de la cellule.

A mesure qu'on suit l'évolution phylogénétique et le développement ontogénétique, on voit que les fonctions dont il s'agit ici s'exercent au moyen de cellules spéciales. Le principe de la *division du travail*, par lequel les différentes cellules sont chargées de *fonctions distinctes*, gouverne l'évolution des êtres vivants. Plus spécialement destinées, les cellules répondront mieux à leur destination. La division du travail est une condition indispensable du progrès. Nous n'aurons plus une cellule chargée lourdement de l'ensemble des fonctions cellulaires, mais séparément des cellules, les unes motrices, les autres irritables, d'autres nutritives, d'autres enfin reproductrices de l'organisme pluricellulaire qu'elles composent. Une ou plusieurs cellules motrices mettent en mouvement l'organisme entier, mais par compensation elles se feront nourrir par d'autres, qui seront spécialement nourricières. *La propriété générale est devenue une fonction particulière.*

Faisons remarquer que par cellules reproductrices nous entendons non seulement les cellules qui reproduisent l'organisme tout entier, telles les spores, les cellules sexuelles, mais encore celles qui purement et simplement se reproduisent elles-mêmes. Une cellule qui est spécialement vouée à

la motilité, à l'excitabilité, à la nutrition, n'est plus reproductrice. Les cellules musculaires, nerveuses, glandulaires ne se reproduisent pas ou ne le font qu'exceptionnellement et sans doute au cours d'une longue période de repos fonctionnel. Une cellule nerveuse par exemple, absorbée pour ainsi dire par le travail de la pensée, ne se reproduit pas et persiste, a-t-on dit, depuis la naissance de l'être jusqu'à sa fin, devenant centenaire avec lui.

Corrélativement à la division du travail physiologique s'accomplit la différenciation cellulaire morphologique. Les cellules à fonctions distinctes prennent des *caractères morphologiques différents*. C'est alors qu'en l'une d'elles un organe de mouvement se développe plus particulièrement pour faire d'elle une cellule motrice ; — les échanges chimiques se font plus actifs et plus précis chez une autre, qui devient cellule nourricière et spécialement graisseuse ; — chez une troisième, les organes d'irritation prennent la prépondérance ; — tandis que dans une dernière, enfin, la cellule demeure en quelque sorte à l'état embryonnaire, soit que ces organes ne s'y forment pas, soit que formés ils ne soient pas utilisés momentanément, et sans emploi elle se reproduit. Le capital nutritif accumulé dans la cellule, n'étant pas dépensé par le fonctionnement cellulaire, s'accumule ; il en résulte l'accroissement de la cellule, et, comme conséquence directe de son accroissement, sa reproduction.

Comme la division du travail, la différenciation cellulaire s'observe soit dans l'évolution phylogénétique, soit dans le développement ontogénétique. Mais il faudrait bien se garder de superposer les étapes successives de son perfectionnement dans l'un et l'autre cas. Le parallélisme ne peut se soutenir que pour les grandes lignes de l'ensemble.

LIVRE V

CELLULE SENSIBLE

CHAPITRE PREMIER

Caractères généraux et développement des éléments sensibles.

Article premier. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ÉLÉMENTS SENSIBLES

I. IRRITABILITÉ ET SENSIBILITÉ

L'irritabilité ou excitabilité est cette propriété générale du protoplasma objectivement manifestée par une réponse réactionnelle aux actions du monde extérieur. De cette irritabilité on peut faire, si l'on veut, une propriété subjective de la matière vivante, des êtres vivants, qu'on appellera sensibilité aux divers excitants ou irritants. Ayant pour base la composition chimique même de la matière vivante, l'irritabilité, la sensibilité aux excitants ne fait défaut à aucune cellule. Mais cette sensibilité, qui est banale, est en même temps faible et obscurément confuse.

Chez un grand nombre d'êtres unicellulaires, l'irritabilité du protoplasme s'exalte, se spécialise en un point de la masse du corps, où la matière vivante, par suite d'une modification dans sa composition chimique ou même dans sa constitution physique, devient plus sensible à certaines excitations. Qu'est-ce, en effet, que cette tache rouge, cette tache pigmentaire, qui, pareille à un œil, semble éclairer la marche de l'Euglène, sinon une véritable plaque sensible de la cellule, qui prend conscience du milieu par la modification imprimée à cette petite portion d'elle-même ? Qu'est-ce encore que le fouet et le cil vibratile, sinon un filament protoplasmique dont la structure particulière le rend apte non seulement à effectuer des mouvements, mais encore à ressentir les ébranlements du milieu extérieur ? Ce sont là non plus de simples parties irritables, mais de véritables organes de sensibilité de la cellule.

Chez les organismes pluricellulaires, on voit aussi l'irritabilité du protoplasme s'exagérer en se localisant dans certaines cellules. Celles-ci ne sont évidemment plus irritables que les autres que parce qu'elles ont une composition chimique différente et sans doute une constitution physique particulière. La sensibilité plus grande et spéciale qu'elles ont acquise n'est plus une propriété générale, mais une fonction, la *sensibilité ;* elles sont devenues des *cellules sensibles.* La sensibilité n'est que l'irritabilité du protoplasma spécialisée, comme Cl. Bernard l'a établi autrefois et ainsi que l'ont vérifié les expériences récentes, celles de J. Loeb par exemple.

II. CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES DE LA SENSIBILITÉ CHEZ LES ANIMAUX

D'après ce qui précède, la sensibilité suppose deux phénomènes physiologiques essentiels.

1° Le *phénomène physique*, savoir : l'existence d'un *excitant objectif* et la production d'une excitation objective. Cet excitant et cette excitation doivent être désignés par une dénomination objective ; on doit dire : une vibration de l'éther, et non une lumière, un son; on doit dire : une onde lumineuse de telle longueur, une onde rouge et non une lumière rouge.

2° Le *phénomène physiologique de sensibilité*, comprenant lui-même deux actes successifs. C'est d'abord la *réception* de l'excitation par des éléments et des organes *récepteurs* ou sensibles. C'est ensuite la *réaction*, qui répond à l'excitation et qu'assurent des éléments et des organes *réactionnels* ou effecteurs. Chez les plantes la réaction est directe, et, sans passer par l'intermédiaire d'éléments différenciés, elle succède à la réception faite par les cellules réceptrices ou sensibles. Mais chez les animaux pluricellulaires, un phénomène intermédiaire s'intercale entre les deux actes récepteur et réactionnel. Il consiste dans la *transformation* de l'excitation reçue en une excitation *nerveuse* et dans sa *distribution* ultérieure aux organes chargés de la réaction. De nouveaux éléments et organes sensibles, des transformateurs et distributeurs, des *centres* et des *conducteurs* s'ajoutent donc aux éléments et aux organes récepteurs, et complètent l'organisation sensible de l'animal. Les éléments et organes sensibles récepteurs sont désignés sous les noms de *cellules sensorielles* ou *esthétiques*, et *d'organes des sens* ou *esthètes.* Les éléments et organes sensibles transformateurs et distributeurs sont les *cellules* et les *fibres nerveuses*, formant respectivement les *centres nerveux* et les conducteurs nerveux ou *nerfs.*

La cellule nerveuse est donc, selon la conception classique, un élément transformateur du mouvement sensible. On admet que, sous son influence et en la traversant, l'excitation, de sensible qu'elle était (lumineuse, gustative, etc.) à son entrée dans l'organisme, devient nerveuse et est ainsi transformée qualitativement. On admet même que, dans le cas où plusieurs cellules nerveuses se suivent, formant autant de relais sur la voie sensible, l'excitation change de caractère en traversant chaque nouveau relais, et qu'elle prend un caractère d'autant plus personnel et plus subjectif, plus éloigné de l'impression première, qu'elle a traversé plus de cellules ner-

veuses ; la cellule nerveuse serait donc transformatrice non seulement de l'impression extérieure, mais encore de l'excitation nerveuse. Ces transformations qualitatives ne sont, il faut bien le reconnaître, rien moins que prouvées et sont bien plutôt des postulats que des constats. On n'a rien vu de changé au passage dans une cellule nerveuse ; mais on n'a pu s'empêcher de supposer que la cellule nerveuse, étant interposée entre l'élément récepteur et l'élément réagissant, avait pour rôle de dénaturer l'impression pour en faire une réaction, de changer un coup de soleil en un coup de poing.

Si la cellule nerveuse ne produit pas de transformations qualitatives, tout au moins est-elle l'auteur de modifications quantitatives. Elle produit en effet la *sommation* des excitations périphériques de même nature qui, disséminées sur un très grand nombre d'éléments de la surface sensible, qui ont été impressionnés à la fois, se concentre de plus en plus à mesure qu'elle traverse des cellules nerveuses nouvelles ; une seule cellule nerveuse collecte par exemple les impressions lumineuses reçues par des milliers de bâtonnets de la rétine.

De plus, une cellule nerveuse en entrant en connexion avec des cellules nerveuses voisines, peut ajouter, associer les uns aux autres les états particuliers et différents où se trouvent ces cellules. Elle produit ainsi une addition nerveuse, une *association* d'idées ; une cellule nerveuse reliera l'une à l'autre celle qui a conservé le souvenir d'un coup de soleil reçu, et celle qui a gardé celui d'un coup de poing donné.

Dans son ensemble, l'acte sensible, successivement récepteur, nerveux et réactionnel constitue un mouvement en retour, une « antikinèse » (Beer Bethe et Uexküll). L'antikinèse offre deux modalités. Ou bien elle se fait de la même façon, et la cellule nerveuse intercalée sur le trajet du mouvement ne modifie en rien celui-ci ; on appelle *réflexe* cette première modalité. Ou bien le mouvement est modifié et devient différent suivant les cas, en prenant la forme de la réaction dite consciente. La condition morphologique nécessaire pour qu'une impression soit perçue, si obscurément que ce soit, et pour que par suite la réaction qui lui succède soit volontaire, pour qu'il y ait *conscience*, en un mot (1), c'est que deux cellules nerveuses au moins soient reliées l'une à l'autre morphologiquement et puissent être ainsi associées physiologiquement. L'une reçoit alors de l'autre une sorte de décalque qui est la conscience, auquel elle ajoute les traits qui traduisent ses propres transformations. Et ainsi de cellule en cellule nerveuse, quand plusieurs cellules sont intercalées sur la voie sensible.

III. CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE LA DIFFÉRENCIATION DES ÉLÉMENTS SENSIBLES

Pour qu'une cellule se distingue physiologiquement des autres par la sensibilité, il faut qu'elle ait subi une différenciation morphologique, qui devra

(1) La conscience est entendue ici non pas au sens des métaphysiciens, mais comme phénomène psychologique, observable et analysable.

porter, d'une part, sur sa composition chimique et sur sa conformation intérieure ; d'autre part, sur sa forme extérieure.

La composition chimique et la structure essentielle de la substance sensible seront examinées au chapitre II. Dans le chapitre III seront décrites les formes variées que prennent les éléments sensibles, et dans le chapitre suivant seront étudiés les rapports qui les unissent. Quels seront maintenant les caractères essentiels de la différenciation morphologique externe chez des éléments sensibles, et aussi ceux de l'agencement histologique, des rapports de ces éléments entre eux? Il est impossible, dans l'état actuel de la science, de donner à cette double question une réponse univoque, parce qu'il existe actuellement deux conceptions entièrement différentes du système nerveux et des relations qui unissent ses éléments constituants.

A moins qu'on ne suppose une disposition tout à fait primitive (fig. 263, A),

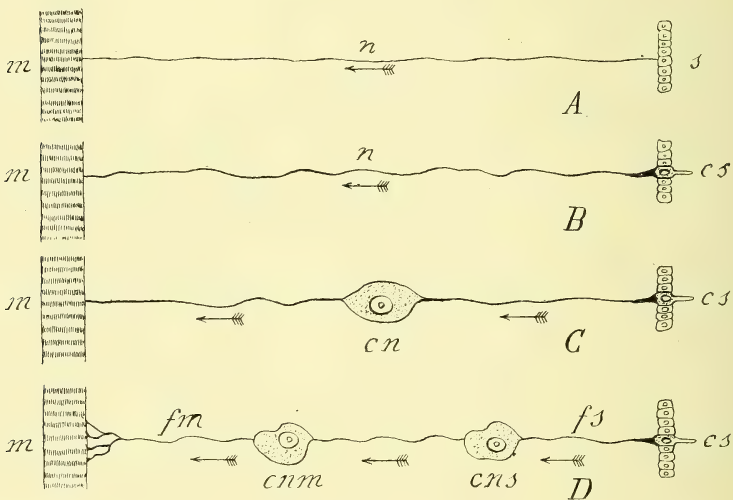


Fig. 263. — *Schéma du système nerveux et du perfectionnement de sa constitution.* Imité de Beaunis. A-D, états de plus en plus perfectionnés. — *s*, surface sensible. — *cs*, cellule sensible. — *cn*, cellule nerveuse. — *n*, fibre nerveuse conductrice. — *cnm*, *cns*, cellules nerveuses motrice et sensible. — *fm*, *fs*, fibres nerveuses motrice et sensible. — *m*, muscle.

où la périphérie sensible *s* est reliée à la périphérie motrice, au muscle *m*, par un fil conducteur *n*, on ne peut guère trouver un cas plus simple que celui de la figure B. Déjà cependant dans ce cas, si primitif encore qu'il est purement idéal, la cellule sensible *cs* a fait son apparition avec sa forme caractéristique. Elle est située à la surface de l'organisme, parmi les autres éléments du revêtement du corps, c'est-à-dire à la périphérie sensible. Non seulement elle a acquis sous l'influence des excitations extérieures une composition chimique et une structure particulières qui l'ont rendue plus impressionnable que les cellules congénères, mais encore elle s'est différenciée en prenant une forme qui la met beaucoup mieux que les autres cellules en rapport avec le milieu ambiant où se trouvent les agents irritants, chimiques,

physiques et mécaniques qui doivent l'impressionner. A cet effet, elle est munie d'un prolongement dirigé vers le milieu extérieur ou même plongeant dans ce milieu. Ce prolongement externe ou périphérique aura, on le comprend, une forme variable suivant la nature de l'excitation qu'il doit recueillir et la sensibilité spéciale dont la cellule est chargée dans l'organisme ; ce sera le cône ou le bâtonnet pour la cellule visuelle des Vertébrés, le poil olfactif pour la cellule antennaire des Arthropodes, etc. Le prolongement périphérique variera, quant à sa forme et à sa nature, dans des limites très étendues, puisqu'il sera non seulement adapté à la nature de l'excitant, mais encore aux conditions très diverses dans lesquelles se fera l'excitation. A la présence de ce prolongement périphérique nous reconnaissons la cellule sensible par excellence, la *cellule sensorielle ou esthétique*, qui reçoit l'impression extérieure. Comme l'impression doit être suivie de réaction, il faut en outre que cette cellule soit en rapport par un conducteur de l'excitation, par une fibre, avec l'élément réactionnel, avec un muscle *m* par exemple, chargé de réagir par un mouvement. C'est là une nécessité qui d'ailleurs ne s'impose pas à la cellule sensible, sensorielle. Car c'est une disposition idéale que celle où la cellule sensible entre à la fois en relation avec le milieu excitant et les organes réactionnels. Toujours, en effet, le schéma B se complique (fig. C) par l'intercalation sur la voie sensible d'une autre cellule sensible *cn*, que l'excitation doit traverser avant d'atteindre l'élément réactionnel, et où elle pourra se transformer. Cette deuxième cellule sensible, plus profondément située que la précédente, portera le nom de *cellule nerveuse*, ou encore celui de *cellule ganglionnaire*, parce qu'elle forme une sorte de nœud (ganglion) de la fibre conductrice. Nous pouvons aussi lui donner le nom de « cellule effectrice », qui a un sens purement physiologique ; il rappelle que c'est la cellule nerveuse qui produit l'effet réactionnel final ; mais il suppose qu'à son passage à travers la cellule nerveuse l'excitation modifie son caractère et devient excitation nerveuse, empruntant à la cellule nerveuse le cachet nouveau qui la distingue.

L'interposition de la cellule nerveuse ou ganglionnaire *cn* entre la cellule sensible et l'élément réactionnel, sur le trajet de la fibre conductrice, divise celle-ci en deux tronçons. L'un, par lequel l'excitation parvient de la cellule sensible à la cellule nerveuse, en suivant un trajet cellulipète par rapport à cette dernière, est une fibre afférente. L'autre, par lequel l'excitation nerveuse quitte la cellule nerveuse pour gagner l'élément réactionnel, en marchant dans le sens cellulifuge, est une fibre efférente. La cellule nerveuse est ainsi un *centre*, un centre nerveux cellulaire, pour la fibre conductrice qui y arrive et qui en part. On comprend qu'on applique à cette fibre l'épithète par laquelle on caractérise son centre, et qu'on la qualifie de *fibre* nerveuse, dans sa portion afférente aussi bien qu'efférente.

Le schéma peut encore se compliquer par l'adjonction au système précédent d'une deuxième cellule nerveuse ou de plusieurs autres cellules (fig. 263, D), qui seront placées comme autant de nœuds, de relais sur le trajet de la voie sensible. La cellule nerveuse *cnm*, qui est voisine de l'élément réactionnel, du muscle par exemple, et se met en rapport avec lui, a reçu le nom de *cellule nerveuse motrice*, et la fibre qui lui porte l'excitation nerveuse celui de *fibre motrice*, *fm*. On a voulu, à tort, lui opposer sous le nom de

« cellule nerveuse sensible » ou « sensitive » la cellule *cns*, qui entre en relation avec la cellule sensorielle. Il faut se contenter d'opposer à la fibre motrice la portion de conducteur qui unit la cellule sensorielle à la cellule nerveuse la plus proche, et l'appeler *fibre sensitive* ou *sensible*, *fs*.

Telle est l'une des manières de voir actuelles sur la morphologie du système nerveux. Elle admet l'existence : d'un conducteur continu, d'une fibre, unissant la périphérie sensible et l'organe réactionnel ; de cellules, cellule sensible, cellule nerveuse, interposées sur le trajet du conducteur.

Dans la seconde manière de voir (fig. 264), la fibre conductrice n'est plus un élément autonome, distinct des cellules, mais une simple dépendance de celles-ci. Chaque cellule, en effet, possède, outre le corps cellulaire et le noyau, deux prolongements; et ce sont ces prolongements qui forment la fibre nerveuse, la voie conductrice. Mais chaque cellule avec ses prolongements est un tout autonome indépendant des éléments voisins, une

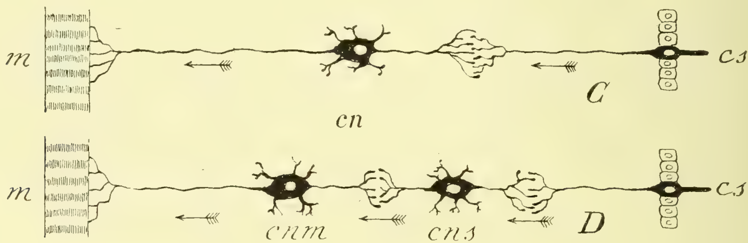


FIG. 264. — *Schéma du système nerveux et de son perfectionnement dans la théorie du neurone.* Comparer aux dessins C et D de la figure précédente.

cs, cellule sensible. — *cn*, cellule nerveuse. — *cnm*, *cns*, cellules nerveuses motrice et sensible. — *m*, muscle.

individualité nerveuse, appelée *neurone* ou *neure* (*théorie du neurone*). Il en résulte que la voie conductrice est discontinue; elle est interrompue entre deux neurones successifs, puisque ceux-ci étant indépendants, leurs prolongements qui forment la fibre conductrice ne peuvent que venir au contact l'un de l'autre. Ainsi, dans le schéma C de la figure, la cellule sensible *cs* possède deux prolongements : l'un périphérique, par lequel elle reçoit les impressions du monde extérieur; l'autre profond, au moyen duquel elle se met en contact avec la cellule suivante. Celle ci, cellule nerveuse *cn*, est aussi munie de deux prolongements : l'un qui vient au contact du prolongement profond de la cellule *cs*; l'autre qui va se jeter sur un organe réactionnel auquel il apporte le stimulus. Les relations entre cellules nerveuses multiples (fig. 264, D), dans le cas d'un système plus compliqué, seraient exactement les mêmes.

Telles sont les deux conceptions, si différentes, des caractères morphologiques des éléments sensibles, et de leur agencement réciproque. En présence de ces conceptions opposées, il est impossible de se faire une idée quelconque des différenciations morphologiques qui distinguent les cellules sensibles. Nous retrouverons ce dualisme troublant dans tous les chapitres de cette partie et tout d'abord dans l'étude du développement du système nerveux.

Article 2. — DÉVELOPPEMENT DES ÉLÉMENTS SENSIBLES

I. Phylogenèse et esquisse organogénique des éléments sensibles

C'est l'ectoderme, ou revêtement cellulaire primitif du corps, qui est la source cellulaire habituelle des éléments sensibles de l'organisme. Les cellules sensibles seront donc au début toutes superficielles (fig. 266, A), puisque l'ectoderme est à la surface du corps; et elles auront cette situation, soit à l'origine de l'évolution phylogénétique, chez les êtres pluricellulaires les plus inférieurs (Hydroméduses, Vers inférieurs), soit au début du développement ontogénétique, chez les plus jeunes embryons des animaux supérieurs.

De plus, toutes les régions du corps étant originellement sensibles au même degré, les cellules de sensibilité sont d'abord disséminées sur tout le territoire ctodermique.

Comme l'a exprimé Balfour, ce fut un grand perfectionnement apporté dans l'organisme à la fonction de sensibilité, lorsque les cellules sensibles, tout en conservant par leur prolongement périphérique le contact avec le milieu extérieur, s'enfoncèrent dans la profondeur de l'organisme. Ce fut aussi une notable amélioration, lorsque, de disséminées qu'elles étaient, elles se concentrèrent sur certains points du corps, formant ainsi des organes sensibles compacts. C'est ainsi, par l'enfoncement et la concentration de cellules sensibles d'abord superficielles et éparses, que prit naissance cet organe ou plutôt cet ensemble d'organes qui s'appelle le système nerveux central, c'est du moins de cette façon qu'on peut se représenter sa phylogenèse.

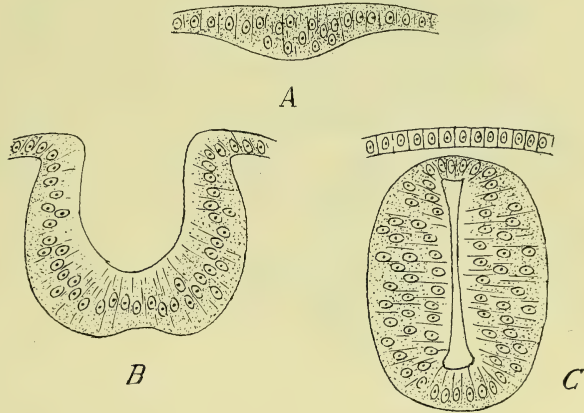


Fig. 265. — *Schéma du développement du système nerveux central.* A, stade de la plaque nerveuse. — B, stade de la gouttière nerveuse. — C, stade du tube nerveux.

Des formes très primitives de système nerveux, où les cellules sont demeurées à la fois éparses et superficielles, s'observent encore, en effet, dans les types les plus inférieurs de la série des Métazoaires. Les Cœlentérés et les Cténophores possèdent un système nerveux acentrique, dans lequel il y a des cellules sensibles (sensorielles) tout à fait à la surface du corps et, immédiatement au-dessous, des cellules sensibles (nerveuses), formant un plexus diffus et très étendu (fig. 266, B); ici déjà cependant se manifeste quelque tendance à la centralisation. C'est par centralisation des éléments sensibles que naissent, chez des animaux à système nerveux plus parfait,

plusieurs centres, dont un ou quelques-uns prennent la prépondérance et forment des masses plus grosses (centres et ganglions nerveux) (fig. 266, C et D). Toutefois, il peut rester encore, même chez des types très élevés, des parties qui conservent la disposition primitive; ces parties superficielles ont la même valeur, ayant la même origine, que les parties du système nerveux central.

Si l'étude du développement du système nerveux d'un animal supérieur ne nous montre pas les cellules sensibles se rassemblant dans le plan mé-

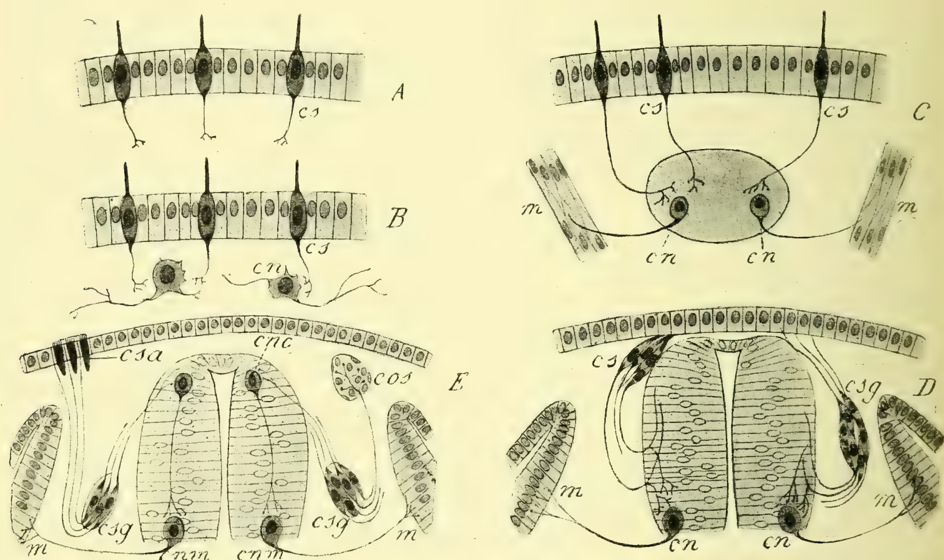


FIG. 266. — *Schémas représentant les étapes successives de l'évolution d'un système nerveux.*

A, cellules sensibles *cs*, différenciées dans l'ectoderme ou revêtement externe du corps.

B, cellules sensibles *cs*, comme précédemment. Et, au-dessous d'elles, *cn*, des cellules sensibles déplacées, ou cellules nerveuses, en relation avec les précédentes.

C, formation d'un centre ou ganglion nerveux par concentration des cellules nerveuses *cn*. Différenciation des cellules sensibles en deux catégories physiologiques : les unes, *cs*, cellules sensitives, superficielles (aesthésioneures), recueillant les impressions périphériques ; les autres, *cn*, cellules nerveuses, profondes et rassemblées en un organe nerveux, centre ou ganglion, apportent aux muscles *m* l'excitation nerveuse (dynamoneures).

D, stade du développement du système nerveux d'un Vertébré. A gauche, les cellules sensorielles *cs* viennent de se détacher de l'ectoderme ; leurs axones se mettent en rapport avec les cellules nerveuses *cn*, dont les fibres se rendent au myotome *m* et, plus tard, actionneront les muscles qui dérivent de ce dernier. Du côté droit, les cellules sensorielles *csg* se sont enfouies, laissant comme traces des prolongements périphériques par lesquels elles conservent leurs relations avec l'ectoderme et avec le milieu ambiant; elles se sont aussi concentrées en un ganglion ou organe des sens vrai et sont ainsi devenues des cellules ganglionnaires qui, par les axones ou prolongements centraux, se mettent en rapport avec le tube nerveux ou névraxe et spécialement avec les cellules nerveuses *cn*, qui innervent le myotome et les muscles qui en proviennent.

E, stade plus compliqué du développement dans le système nerveux du Vertébré. Les cellules ganglionnaires *csg* ne sont plus comme précédemment en rapport direct avec les cellules nerveuses motrices *cnm* qui innervent les muscles du myotome *m;* elles leur sont reliées par l'intermédiaire de cellules nerveuses spéciales dites cellules commissurales ou cellules nerveuses centrales *cnc* (zygoneures). Du côté gauche, aux prolongements périphériques des cellules ganglionnaires *csg* sont annexés des éléments particuliers différenciés dans l'ectoderme, les cellules accessoires des sens *csa*. Du côté droit, les extrémités des prolongements périphériques de ces mêmes cellules ganglionnaires sont englobées dans un organe corpusculaire des sens *cos*, enfouies parmi de nombreuses cellules de soutien.

dian du corps pour former le système nerveux central, elle nous fait voir du moins la série des stades suivants. L'ébauche de ce système est d'abord une plaque épaisse, située de niveau avec le reste de l'ectoderme (fig. 265, A), puis cette plaque se déprime en une gouttière, de plus en plus profonde (fig. 265, B); la gouttière, enfin, se ferme en un tube (fig. 265, C), qui s'enfonce dans l'épaisseur du corps. Bref nous assistons à l'enfoncement des éléments sensibles destinés à former le *système nerveux central* ou *névraxe* (« axe cérébro-spinal » des Vertébrés, « chaîne ganglionnaire ventrale » des Invertébrés).

Aux cellules sensibles déplacées, devenues plus profondes et concentrées en amas ou mieux en un névraxe unique, on donnera le nom de *cellules nerveuses ;* on les opposera aux cellules sensibles restées éparses et à la surface de l'animal, de l'évolution desquelles nous allons maintenant nous occuper.

Bien que la plupart des animaux possèdent un système nerveux central profondément situé, formé de cellules nerveuses vraies, de nombreuses cellules sensibles sont demeurées chez eux comme à fleur de peau sur toute la surface du corps. Ce sont des *cellules sensorielles* ou « aesthésioneures » (fig. 266, C, *cs*) ; leur ensemble forme un *organe des sens* diffus anatomiquement, physiologiquement confus, indistinctement sensible qu'il est à tous les agents extérieurs, à toutes les radiations. Tel est le cas très primitif que réalise le Ver de terre, comme v. Lenhossèk et Retzius l'ont établi les premiers. Retzius et v. Rath ont en outre montré que chez certains autres Vers, chez des Mollusques et des Crustacés, les cellules sensorielles, demeurées à la surface du corps chez l'animal précédent, sont en voie de gagner la profondeur. Si l'on admet en même temps qu'elles peuvent se rassembler, on obtiendra, on le comprend, des organes des sens profondément situés et massifs. Ce sont ces organes des sens qui chez les animaux Vertébrés constituent les ganglions nerveux (spinaux et cérébraux) (fig. 266, D et E, *csg*).

Ici encore, l'étude du développement peut nous montrer, comme tout à l'heure pour le névraxe, sinon le rassemblement de ces cellules de chaque côté de l'axe du corps, du moins leur enfoncement progressif, pour former de chaque côté du névraxe les ganglions cérébro-spinaux (D et E, *csg*). Elles demeurent en connexion avec l'extérieur par un prolongement périphérique et se mettent en rapport avec le système nerveux central par une fibre centrale.

Dans l'endroit qu'elles ont quitté, sont demeurés de nombreux éléments formant en cet endroit le revêtement du corps. Ces éléments ou bien n'éprouvent aucune différenciation nette ; ou bien, ils se différencient fortement en cellules (E, *csa*), que l'on avait d'abord appelées sensorielles, mais qu'on a depuis dû nommer seulement « pseudo-sensorielles » ou *sensorielles accessoires*, du jour où on a montré qu'elles ne sont pas les éléments essentiels, qu'elles ne sont qu'accessoires dans la fonction, et destinées seulement à parfaire la sensation, en contractant des relations plus ou moins intimes avec l'extrémité périphérique de la cellule sensorielle vraie ou cellule ganglionnaire.

Mais ce n'est pas tout ; car, en outre de ces cellules pseudo-sensorielles

ou accessoires, il peut s'en différencier d'autres ayant un caractère plus accessoire encore, empruntées aux éléments qui sont au voisinage des terminaisons du prolongement périphérique des cellules sensibles ; on les nomme *cellules de soutien*, parce qu'elles jouent en effet un rôle de protection et de soutien vis-à-vis de ces terminaisons et des cellules pseudo-sensorielles adjacentes. Ainsi prend naissance soit une *membrane sensorielle*, soit un *organe corpusculaire des sens* ; la vésicule auditive, les corpuscules du tact, etc. (fig. 266, E). C'est cet organe qui a été longtemps pris pour l'organe sensoriel ; mais nous savons que l'organe sensoriel véritable est plus profondément situé et représenté par le ganglion.

L'ensemble des ganglions avec les organes des sens qui en dépendent forme, par opposition au système nerveux central, le système nerveux périphérique. Voici maintenant les complications survenues dans le névraxe :

Les cellules nerveuses qui composent le névraxe peuvent, à l'origine (fig. 266, D), représenter toutes des *cellules nerveuses motrices* « dynamoneures », dont les prolongements vont animer les cellules épithélio-musculaires du myotome *m* et plus tard les muscles de l'organisme adulte. Mais, par une nouvelle complication (fig. 266, E), à côté de ces cellules nerveuses motrices *cnm*, il s'en différencie d'autres *cnc*, dont les connexions sont différentes. Celles-ci ne sont plus en relation avec les éléments musculaires, mais établissent un lien commissural entre les cellules sensibles sensorielles et les cellules nerveuses motrices ; on peut les appeler pour cette raison *cellules commissurales* « zygoneures », ou encore on peut les nommer *cellules nerveuses centrales*, puisqu'elles sont les seules cellules sensibles contenues tout entières dans le système nerveux central.

De même que les cellules ectodermiques au voisinage des organes des sens sont devenues des cellules de soutien pour les cellules sensorielles et pseudo-sensorielles de ces organes, de même, dans le système nerveux central, tous les éléments ectodermiques qui en composent la paroi ne deviennent pas nerveux ; mais un certain nombre se différencient dans une autre direction et fournissent des cellules de soutien dites *cellules épendymaires* ou « cellules gliales primaires », que nous retrouverons et étudierons plus tard.

Les schémas (fig. 266), par lesquels nous avons fixé les étapes de l'évolution du système nerveux, nous ont fait retrouver la même disposition, la même complication croissante dans l'enchaînement des parties constituantes, cellules et fibres, que nous avions trouvées dans les schémas (fig. 263 et 264) construits dans un but anatomo-physiologique. Il suffit d'isoler dans les schémas de l'évolution nerveuse les différents tronçons de la voie sensible et de les placer bout à bout, pour reproduire les états successifs des schémas précédents. Une cellule sensible ou sensorielle *cs* et une cellule nerveuse motrice *cnm* suffiront à réaliser le cas le plus simple du réflexe dans lequel la réaction de l'organisme succède immédiatement et fatalement à l'impression extérieure ; ces deux cellules formeront, avec la fibre sensible qui les unit et avec la fibre motrice qui les rattache au muscle, ce qu'on appelle l'arc réflexe. Mais le plus souvent une ou plusieurs cellules s'intercalent dans l'arc réflexe entre la cellule sensible et la cellule motrice et compliquent plus ou moins le trajet.

II. HISTOGENÈSE DES ÉLÉMENTS SENSIBLES

Dans l'étude qui précède, nous nous sommes placé à un point de vue tout à fait schématique et nous avons négligé la genèse de la forme exacte des éléments sensibles. Il convient de préciser cette étude en décrivant avec plus d'exactitude les phénomènes histogéniques, surtout pour ce qui concerne le système nerveux central.

La paroi de la gouttière nerveuse et du tube nerveux embryonnaire est formée, d'après les recherches de His et de Schaper, par une sorte d'épithélium (fig. 267), dont les cellules de forme columnaire s'étendent radiairement, verticalement, d'une face à l'autre de la paroi ; elles confondent leurs extrémités internes, tournées vers la lumière du tube, en une sorte de membrane cuticulaire, tandis que d'autre part leurs extrémités opposées, dirigées en dehors, se réunissent en une membrane basale, qui sépare le tube nerveux du mésenchyme ambiant. Les plus internes de ces cellules se multiplient activement et engendrent de nouveaux éléments cellulaires ; on les appelle pour cette raison *cellules germinatives*. Les autres forment dans la paroi nerveuse une espèce de charpente cellulaire spongieuse ou *neurosponge*, dont les travées principales, dirigées radiairement, sont réunies par des anastomoses transversales ; aussi nomme-t-on ces cellules des *spongioblastes*. Les cellules germinatives, cependant, continuent à former des cellules-filles indifférentes. Une dernière génération de celles-ci se différencie en deux directions différentes. Les unes continuent d'être des spongioblastes, qui forment la charpente de soutien de la paroi nerveuse et qu'on peut

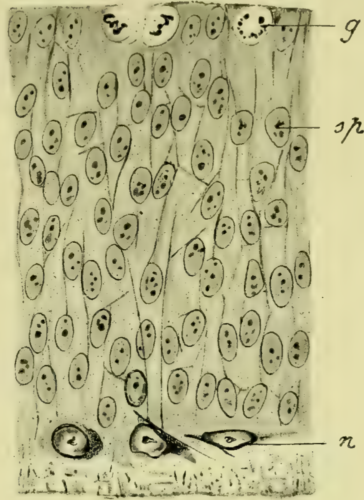


Fig. 267. — *Coupe de la paroi du tube nerveux chez un embryon d'*Anguis fragilis L. *de* 10 *millimètres de long.*

g, cellules germinatives. — *sp*, spongioblastes. — *n*, neuroblastes. × 500.

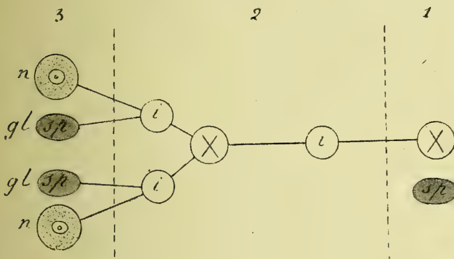


Fig. 268. — *Arbre généalogique des composants cellulaires de la paroi du névraxe chez les embryons de Vertébrés supérieurs.*

x, cellules germinatives en voie de multiplication. — *sp*, spongioblastes. — *i*, cellules indifférentes.— *gl*, cellules épendymaires ou gliales primitives. — *n*, neuroblastes.— L'arbre est divisé en 3 périodes successives : 1, 2, 3, l'une primitive, la seconde indifférente, la troisième de différenciation définitive.

dès à présent nommer *cellules épendymaires* ou *gliales primitives*. Les autres prennent des caractères tout à fait nouveaux ; elles sont en effet les *neuroblastes* qui vont devenir les cellules nerveuses définitives. Le schéma (fig. 268) (imité de SCHAPER) fera comprendre cette généalogie.

Nous laisserons de côté les cellules gliales, que nous retrouverons plus tard (livre VIII), pour ne nous occuper que des neuroblastes.

L'évolution ultérieure de ces derniers n'est encore que mal connue, et cependant la connaissance de cette évolution domine toute conception sur la morphologie du système nerveux. Nous avons vu qu'il existe deux conceptions différentes du système nerveux, de la forme et des rapports de ses éléments constitutifs. Ces deux manières de voir ont aussi leur chapitre histogénique distinct.

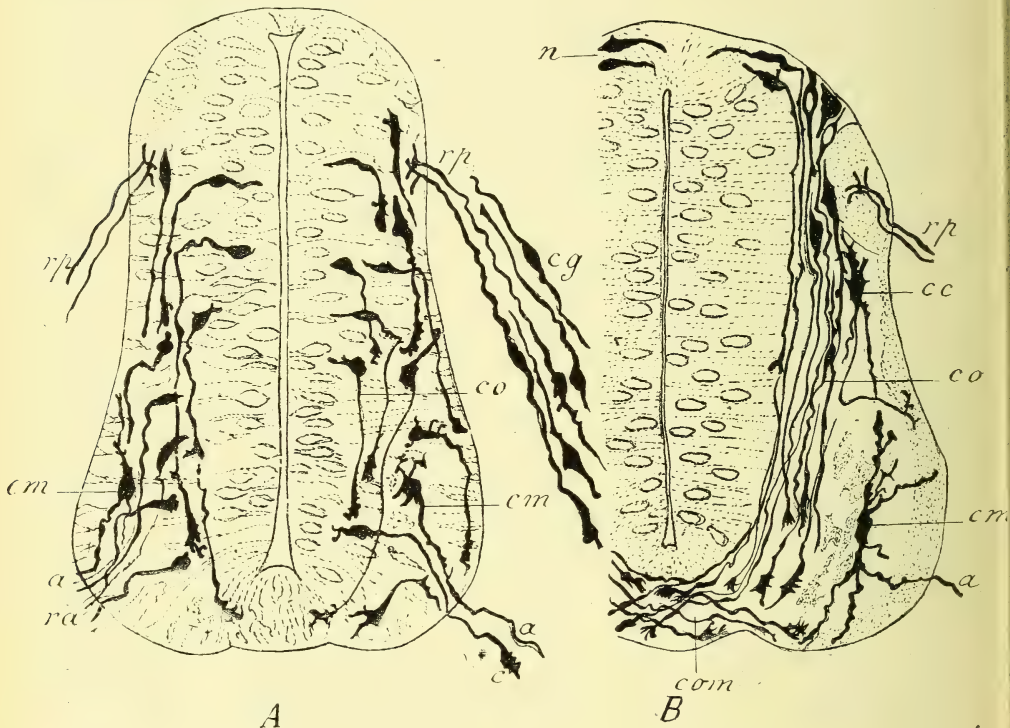


FIG. 269. — *Coupes du tube nerveux d'embryons de Poulet traité par la méthode de Golgi.*

A, embryon du 3ᵉ jour. — B, embryon du 4ᵉ jour. — *n*, cellules nerveuses très jeunes ayant encore gardé la forme bipolaire et la situation des spongioblastes. — *co*, cellules nerveuses commissurales envoyant leur axone vers ou même dans la commissure antérieure. — *com*, cette commissure, formée par l'entrecroisement des axones des cellules précédentes. — *cm*, cellules motrices ou radiculaires fournissant leur axone aux racines antérieures. — *a*, leur axone. — *cc*, cellule de cordon envoyant son axone dans la substance blanche du cordon latéral, où il se bifurque. — *c*, cône d'accroissement terminant l'axone. — *ra*, racines antérieures. — *rp*, racines postérieures. — *cg*, cellules ganglionnaires du ganglion spinal. D'après RAMON Y CAJAL.

Voici d'abord l'une des descriptions. Issu de la différenciation des descendants cellulaires des cellules germinatives, le neuroblaste se caractérise tout de suite par la formation d'un *prolongement nerveux*, le *prolongement*

cylindre-axile, ou *cylindre-axe ou axone ;* destiné à devenir une fibre nerveuse (fig. 269). La cellule nerveuse, qui n'est que le neuroblaste plus parfait, se définit dans une cellule qui a produit une fibre nerveuse. Frappée de stérilité dès cette différenciation, elle ne se divisera désormais plus. L'axone pousse ensuite de proche en proche et s'allonge de plus en plus à travers le corps de l'embryon vers le point où il devra se terminer définitivement, se divisant dichotomiquement devant chaque obstacle qu'il trouve sur son chemin, sans anastomoser jamais ses branches de ramification. Pendant ce temps apparaissent, le plus habituellement sur le corps de la cellule nerveuse, plusieurs expansions protoplasmiques, d'abord courtes et simples, puis de plus en plus allongées et ramifiées, qu'on appelle des *prolongements protoplasmiques* ou *dendrites* (fig. 269). Dès la quatrième semaine de la vie intra-utérine chez l'Homme, les cellules nerveuses sont bien caractérisées par leur axone et leurs dendrites.



Fig. 270 — *Schémas montrant le mode de formation et la signification des fibres nerveuses dans la théorie du neurone et dans la théorie des cellules neuroformatives.*

A, théorie du neurone. La cellule nerveuse émet une fibre nerveuse sur laquelle s'appliquent des cellules conjonctives du voisinage. B¹ et B², théorie des cellules neuroformatives. La fibre nerveuse n'est pas le produit, mais seulement le prolongement de la cellule nerveuse ou cellule ganglionnaire ; elle se forme aux dépens de cellules nerveuses spéciales ou neuroformatives (B¹), ou d'une bande protoplasmique nucléée qui équivaut à ces dernières (B²).

Ces résultats, obtenus en grande partie par les études de His sur l'embryon humain, ont été vérifiés et complétés par les recherches que Ramon y Cajal, v. Lenhossèk, Retzius, van Gehuchten ont instituées au moyen du procédé chromo-argentique sur les embryons très jeunes de Poulet, de Reptiles et de Poissons. Ils ont constaté aussi que l'axone s'accroît, lui et ses branches de ramification, en émettant le long de leur chemin des collatérales que les rameaux terminaux et collatéraux poussent incessamment, trouvant dans la substance accumulée à leur extrémité libre en un « cône d'accroissement » la matière nécessaire à leur allongement, et qu'enfin ils se terminent librement, sans doute sans contracter aucune anastomose. La cellule nerveuse en voie de développement, malgré ses ramifications si étendues, demeure donc néanmoins un élément autonome, parfaitement indépendant de ses voisins, c'est un *neurone*.

C'est la cellule nerveuse qui produit la fibre nerveuse, laquelle n'est qu'un prolongement cellulaire ; c'est elle qui pourvoit ensuite au développement ultérieur de la fibre, qui trouve dans la cellule la matière de son accroissement. La cellule nerveuse est donc dans le système nerveux l'élément créateur et providentiel, le *centre génétique*. Cette conclusion est la première partie, la partie embryologique de cette conception générale du système nerveux, à laquelle His, Koelliker, Retzius, Ramon y Cajal, v. Lenhossèk, van Gehuchten se sont ralliés, et qui est presque universellement adoptée aujourd'hui, sous le nom de théorie de neurone (fig. 270, schéma A).

Cependant, ou même avant les recherches que nous venons de rapporter et les conclusions qu'elles avaient amenées, quelques auteurs arrivaient à des résultats tout différents sur la signification des fibres nerveuses, les uns par la méthode embryologique, par l'étude du développement, les autres par l'observation histologique. Balfour, Gœthe, Dohrn, Beard et d'autres observaient chez l'embryon, à l'endroit plus tard occupé par les nerfs et suivant le trajet exact de ces futurs nerfs, des « chaînes cellulaires » formées d'éléments soudés bout à bout, et, restaurant une ancienne opinion de Schwann, soutenaient que les fibres nerveuses sont formées sur place et doivent leur origine à ces chaînes de cellules, sans qu'aucun d'eux cependant eût réussi à montrer la transformation de ces chaînes cellulaires en nerfs définitifs. Sur un autre terrain que celui de l'embryologie, Paladino et ses élèves et Apathy arrivaient à la même conclusion. Les fibres nerveuses ne sont pas des expansions des cellules nerveuses, mais se forment indépendamment de celles-ci, aux dépens de cellules spéciales, qui sont placées en série longitudinale et dont chacune donne naissance à un tronçon d'axone (fig. 270, schéma B). Apathy distingue ces cellules productrices de fibres nerveuses sous les noms de « cellules neuroformatives », « cellules nerveuses », tandis qu'il appelle « cellules ganglionnaires » les cellules nerveuses des auteurs. S'il en est comme le veut cette seconde opinion, la cellule nerveuse classique n'est plus un centre génétique du nerf ; et, sur le terrain embryologique, la théorie du neurone n'est plus soutenable.

Les deux opinions adverses, absolument inconciliables, se partagent encore actuellement les voix des histologistes.

CHAPITRE II

La substance nerveuse.

Bien que le fonctionnement du système nerveux soit, plus que celui de tout autre appareil, entouré de mystère, on sait cependant que le système nerveux conduit les excitations venues du monde extérieur dans tout l'organisme et jusqu'aux organes chargés de réagir, et l'on admet généralement en outre qu'il modifie les excitations qui le parcourent, lors de leur passage à travers ses cellules constitutives. On reconnaît donc au système nerveux un *double rôle, conducteur et producteur.* Que conduit-il ? Une sorte de courant, que le sens commun a toujours voulu comparer au courant électrique, et qui a sa source première dans les modalités de l'énergie empruntées au milieu ambiant, et que nous avons étudiées comme irritants cellulaires. Que produit-il ? Des variations d'énergie, en quantité ou même en nature, causées par des changements dans le substratum chimique de la substance nerveuse.

Deux structures différentes doivent être représentées dans la *substance nerveuse*, correspondant à ces deux fonctions fondamentales : l'une est la *substance conductrice*, l'autre la *substance productrice.*

Article premier. — SUBSTANCE NERVEUSE CONDUCTRICE

Nous sommes assez bien renseignés sur la substance nerveuse conductrice, qui se présente bien avec les caractères qu'on lui aurait attribués a priori en les imaginant conformes au rôle qu'elle remplit. De tout temps, les nerfs de l'anatomie microscopique, reliant entre eux les centres nerveux et les points éloignés de l'organisme, ont évoqué l'idée de cordons conducteurs, et plus tard la comparaison avec des fils télégraphiques s'est présentée tout naturellement à l'esprit. Mais les nerfs ne sont que des faisceaux de fibres nerveuses, dont chacune, elle aussi, est un fil conducteur. Et dans chaque fibre nerveuse à son tour, si on néglige les parties accessoires ou enveloppes, la partie essentielle, la vraie fibre nerveuse, l'axone, n'est, une fois de plus, qu'un faisceau de *fibrilles conductrices.*

Les anciens histologistes, tels que Max Schultze, se représentaient déjà le cylindre-axe comme doué d'une constitution fibrillaire qu'il est facile de

montrer (fig. 271). Mais c'est à Apathy que revient le mérite d'avoir insisté sur cette constitution et de l'avoir montrée avec toute l'évidence désirable. Pour lui, l'axone comprend un nombre variable de « fibrilles primitives » (une au moins), fines ou très fines, parfaitement individualisées.

Mais les fibrilles primitives ne sont pas le dernier terme de la décomposition histologique ; à leur tour, elles se composent de « fibrilles élémentaires » plus ténues encore, que l'observation ne peut pas déceler, et qui sont formées de particules ou « neurotagmes » longitudinalement sériées. Faisons remarquer, par anticipation, combien sont analogues à ce point de vue la structure du muscle et celle du nerf ; on verra, en effet, que le muscle se divise successivement en faisceaux musculaires, composés de fibres musculaires, celles-ci formées de colonnettes qui ne sont que des faisceaux de fibrilles, lesquelles enfin doivent être considérées comme composées de fibrilles plus fines encore, non observables au microscope et purement hypothétiques, constituées par des rangées longitudinales de particules musculaires ou inotagmes.

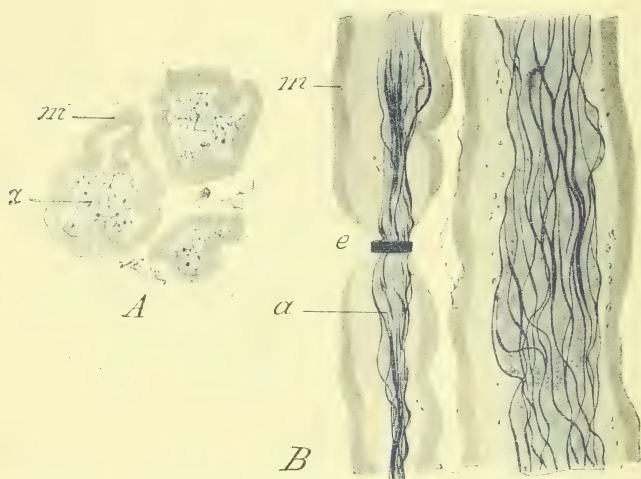


Fig 271. — *Fibres nerveuses de la Grenouille* Rana temporaria L, *avec la structure fibrillaire de l'axone.*

A, coupe transversale; les fibrilles sont des points reliés les uns aux autres par un réseau délicat. B, coupe longitudinale; les fibrilles sont des filaments légèrement sinueux. — *a*, axone. — *m*, gaine de myéline. — *e*, étranglement annulaire. × 1000.

Mais la voie sensible n'est pas formée que de fibres ; elle traverse aussi des cellules, dont nous aurons plus loin à étudier la structure. Il suffira de dire ici que le trait le plus remarquable de cette structure, d'ailleurs très compliquée, est la présence de fibrilles, plus difficiles à mettre en évidence ici que dans les fibres nerveuses, mais dont plusieurs auteurs, Bethe et Apathy, par exemple, ont donné des images démonstratives. Nous verrons plus tard que ces fibrilles de la cellule paraissent être et sont pour plusieurs auteurs, notamment pour Apathy, la continuation directe de celles de la fibre nerveuse, et qu'ainsi la voie fibrillaire conductrice passe sans interruption des fibres aux cellules.

Les fibrilles conductrices possèdent-elles une structure ? La substance conductrice est-elle homogène ou structurée ? On vient de voir qu'hypothétiquement on l'a considérée comme formée de particules ou neurotagmes placées en série longitudinale. Il y a une image histologique qui donne quelque vraisemblance à cette vue hypothétique et peut lui servir de base. Frommann a montré autrefois que si l'on fait agir le nitrate d'argent sur des

fibres nerveuses et qu'on les expose ensuite à la lumière, il se dessine le long de l'axone des bandes alternativement claires et brunes. GRANDRY, JAKIMOWITCH et d'autres auteurs ont obtenu avec le corps cellulaire des cellules nerveuses le même résultat (fig. 272). On a volontiers supposé que cette réaction de l'axone et du protoplasme cellulaire se passe au niveau des fibrilles et qu'elle traduit un état naturel hétérogène de ces fibrilles, une sorte de striation transversale, comparable à celle qui apparaî

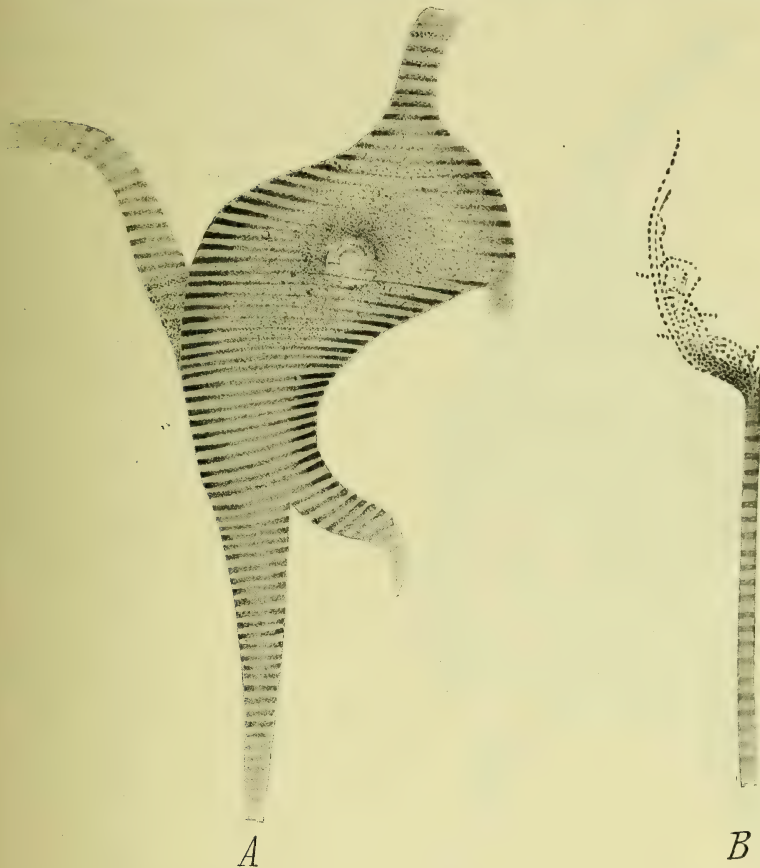


FIG. 272.— *Cellule nerveuse et fibre nerveuse du Bœuf offrant l'image de la striation transversale.* Traitement par le nitrate d'argent à 1/2 ou 1/4 p. 100.— A, cellule nerveuse.— La fibre nerveuse B se dissocie en fibrilles très fines, formées de particules alternativement claires et obscures. D'après JAKIMOWITCH.

naturellement et sans réactifs dans les fibrilles musculaires, et due, là comme ici, à l'alternance régulière de parties différentes. La différence peut être d'ailleurs de nature chimique ou reconnaître une cause physique. Il pourrait exister au niveau des bandes brunes une substance capable de réduire le nitrate d'argent, qui ferait défaut dans les bandes claires. Ou bien, plutôt, ce phénomène, qu'on a retrouvé du reste dans d'autres tissus que le tissu nerveux, serait purement physique et serait dû par exemple à l'alternance de parties plus denses et de parties plus riches en eau ; il ne perdrait en rien par là de sa valeur structurale.

Article 2. — SUBSTANCE NERVEUSE PRODUCTRICE.

Quelque idée qu'on se fasse des phénomènes nerveux, il est impossible de se figurer autrement la cellule nerveuse que comme une sorte d'élément sécréteur et glandulaire. L'expression fameuse « le cerveau sécrète la pensée » n'est pas seulement un mot, mais renferme une idée foncièrement juste. S'il est inexact de dire que la cellule nerveuse fabrique l'influx, le courant nerveux, puisqu'elle reçoit un mouvement nerveux, une excitation qui lui vient du dehors, il est légitime de croire qu'excitée par ce mouvement, elle l'influence à son tour, en tirant de sa propre substance, en sécrétant quelque chose de matériel qui le modifie. Ce n'est pas ici encore le moment de scruter la structure de la cellule pour y trouver le substratum morphologique de cette sécrétion mystérieuse, la structure glandulaire nerveuse spécifique. Nous voulons seulement indiquer dès à présent qu'il y a place dans la cellule nerveuse pour cette structure glandulaire et qu'il y a de quoi la représenter. Si de la cellule nerveuse on retranche en effet les fibrilles, qui ont une signification conductrice, il reste le noyau et une certaine charpente cellulaire que nous étudierons plus loin. On y trouve aussi des corps particuliers, éminemment chromatiques, qui sont propres à la cellule nerveuse, et qui, dans le fonctionnement de la cellule, se comportent de telle façon que ce fonctionnement n'est pas sans analogie avec celui d'un élément

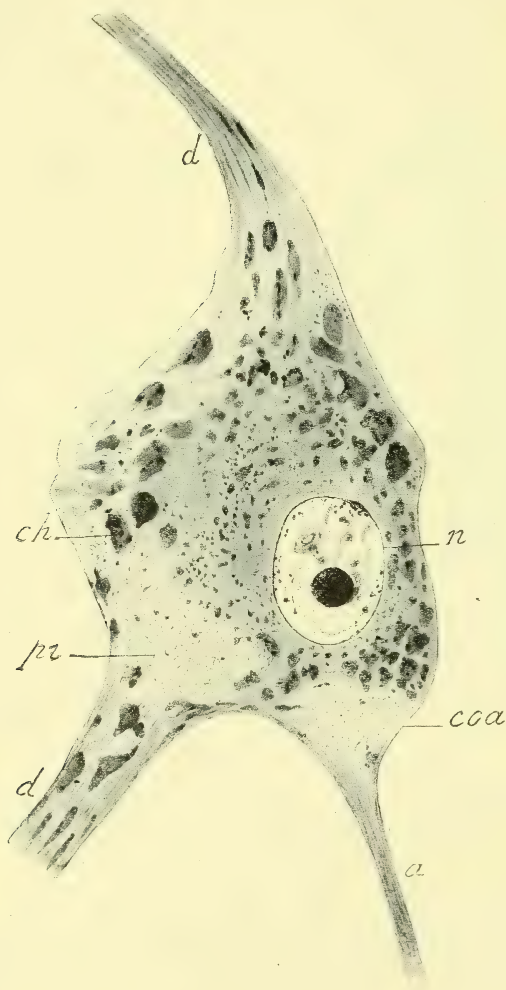


Fig. 273. — *Cellule nerveuse de la moelle épinière de l'Homme montrant les corps chromatiques.*

n, noyau. — *a*, axone. — *coa*, cône d'origine de l'axone, — *d, d*, dendrites. — *ch*, corps chromatiques. — *pi*, amas pigmentaire. × 500.

glandulaire ordinaire (fig. 273). De l'étude cytologique de la cellule nerveuse et, mieux encore, d'un essai d'interprétation physiologique des phénomènes nerveux, il ressortira cette conclusion que la cellule nerveuse contient une substance productrice et se comporte comme un élément glandulaire.

L'existence de l'une et l'autre substances, conductrice et productrice, n'est pas douteuse. Mais ce qui demeure inconnu, c'est le rapport qui s'établit entre ces deux substances : rapport qui doit être l'essence même des mystérieux phénomènes nerveux.

CHAPITRE III

Les éléments sensibles.

Les éléments sensibles sont de deux sortes.

Les uns sont des éléments cellulaires ; en raison de leur nature cellulaire, on leur fait jouer dans le fonctionnement du système nerveux un rôle prépondérant. Les uns, en effet, les *cellules sensorielles* ou *æsthétiques*, qui composent les organes des sens ou æsthètes, remplissent l'importante fonction d'éléments récepteurs; ils reçoivent les excitations émises par le milieu extérieur. Les autres n'ont pas un rôle moindre ; ce sont les *cellules nerveuses* formant les centres nerveux ; ce sont des éléments producteurs ou effecteurs, qui produisent l'effet d'excitation nerveuse soit sur d'autres cellules nerveuses, soit sur les organes réactionnels, tels que les muscles chargés de la réponse finale à l'excitation première.

Les autres éléments sensibles sont les *fibres nerveuses*, qui ne sont peut-être pas, à proprement parler, des éléments cellulaires. C'est un peu pour cette raison, et aussi à cause de leur ressemblance frappante avec des fils conducteurs qu'on s'est contenté de leur attribuer une fonction conductrice.

Nous aurons donc à étudier successivement les cellules sensorielles, les cellules nerveuses et les fibres nerveuses. Nous considérerons d'abord ces divers éléments isolément et nous ne verrons qu'ensuite, dans l'article IV, l'importante question des rapports qui les unissent.

Article premier. — CELLULES SENSORIELLES. ÆSTHÈTES OU ORGANES DES SENS.

I. Division physiologique.

Les cellules sensorielles ou æsthétiques sont les éléments récepteurs, c'est-à-dire les premières cellules sensibles atteintes par l'excitation périphérique et chargées de la recueillir ; pour cette raison, ce sont celles qui se présentent les premières à notre étude. Elles se classent, tout naturellement, au point de vue physiologique, selon les excitants divers

qu'elles sont plus spécialement destinées à recevoir. Une telle classification, objective, fondée sur la nature intrinsèque de l'excitant (celle par exemple de Beer, Bethe et Uexküll que nous suivrons), a beaucoup plus de valeur, parce qu'elle est beaucoup plus solide qu'une classification subjective, que la division des cellules sensorielles selon les diverses sensations qu'elles procurent, selon les divers sens dont jouit l'organisme animal. Elle est la seule acceptable au point de vue de l'histophysiologie comparée et doit remplacer celle du langage courant.

Les cellules sensorielles, æsthétiques ou réceptrices, ou, ce qui revient au même, les organes des sens, organes récepteurs ou æsthètes pourront être divisés de la façon suivante :

Tantôt un même organe récepteur peut enregistrer des excitations qualitativement différentes, tantôt l'organe récepteur est adapté à un excitant déterminé et n'est sensible qu'à celui-là ; le premier est un *organe récepteur anélectif*, le second un *organe récepteur électif*. Voilà une première grande division.

Le plus habituellement les organes anélectifs sont diffus et répartis sur tout le corps (cellules sensorielles des Vers de terre).

Les organes électifs doivent leur spécificité à ce que parmi les excitants variés qui les rencontrent, un seul peut produire en eux des changements d'état capables de faire naître une excitation. Leur électivité est assurée de deux façons différentes.

Dans le premier cas, l'organe de réception, grâce à sa situation toute particulière dans le corps, ne peut être intéressé physiologiquement que par une seule sorte d'excitant (organe récepteur topo-électif ou électif par situation). Ce sont ceux qu'on peut appeler *tango-récepteurs*, c'est-à-dire ceux dans lesquels les réactions succèdent à des contacts, à des excitations mécaniques. Ils doivent leur fonction spéciale, soit à leur situation profonde (organes du tact chez les Vertébrés), soit à des dispositions protectrices qui les défendent par exemple contre les irritants chimiques (poils chitineux des Arthropodes).

Dans le second cas, l'élément électif doit son électivité à ce que des excitations, telles que la lumière, des substances chimiques en solution faible, qui seraient sans efficacité sur les nerfs, sont capables de l'ébranler et de le transformer ; ce sont des éléments électifs par transformation. Selon les excitants, on en distinguera plusieurs variétés. Les organes *phono-récepteurs* ne sont impressionnés que par les ondes sonores, grâce à leur situation profonde et à des dispositifs protecteurs ; ils correspondent au sens de l'audition. Les organes *stato-récepteurs* et *rotato-récepteurs* ne sont influencés, grâce à leur situation profonde et à certaines défenses, que par des mouvements ; ils représentent le sens de l'espace et de l'équilibre. Les organes *chemo-récepteurs* ne sont impressionnables que chimiquement, ne peuvent transformer en excitations nerveuses que des excitations chimiques. Les uns sont dits *stibo-récepteurs*, permettant des réactions vis-à-vis de substances chimiques éloignées (substances odorantes), réactions qui servent à la recherche de la nourriture ou à la recherche sexuelle ; ils donnent le sens de l'odorat. Les autres, dits *gusto-récepteurs*, assurent les réactions aux substances chimiques du voisinage immédiat; ils sont les

organes du goût. Viennent ensuite les organes *photo-récepteurs*, chez lesquels les ondes lumineuses sont seules l'excitant efficace, protégés par des enveloppes transparentes contre les excitants mécaniques et chimiques ; ils donnent le sens de la vue. Enfin les organes *thermo* — ou *caloro-récepteurs* sont ceux dans lesquels l'excitant spécifique est le rayon calorifique (sens de la température).

II. Division morphologique.

Nous avons vu, dans l'article consacré à la phylogénèse des éléments sensibles, que les cellules sensorielles tantôt demeurent à la surface

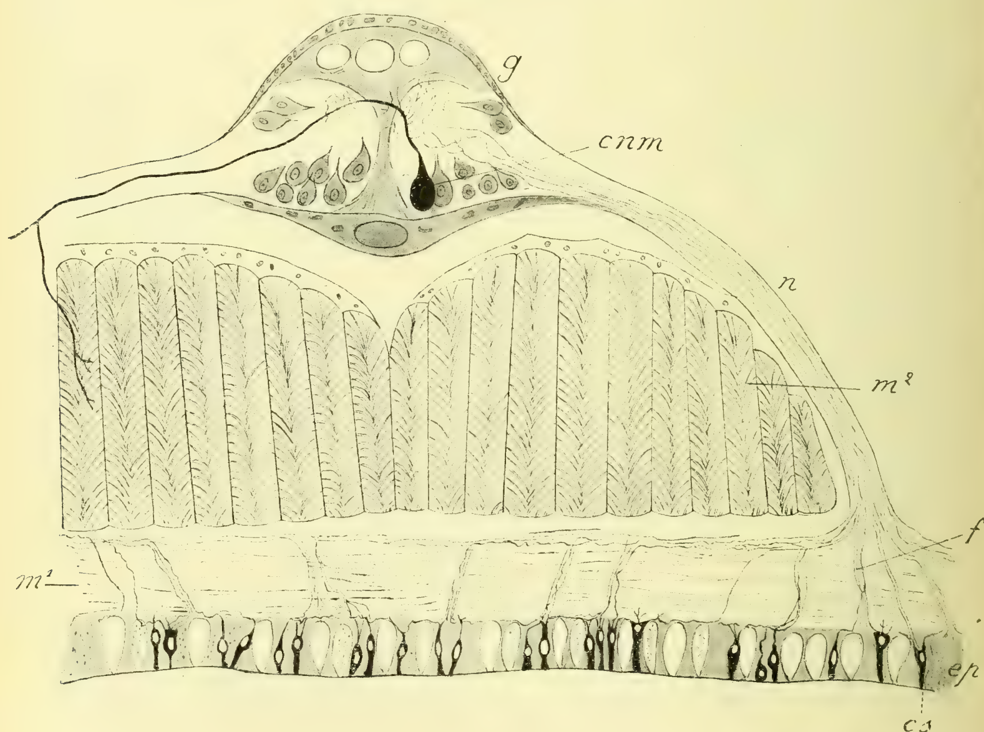


Fig. 274. — *Ganglion nerveux et partie adjacente du tégument d'un* Lumbricus.

En *g*, coupe du ganglion nerveux (partie de la chaîne nerveuse ganglionnaire ou névraxe). — En *ep*, l'épiderme. — En *cs*, cellules sensorielles de l'épiderme ; *f*, leurs fibres centrales. — *n*, nerf formé par ces fibres, dont l'une est colorée en noir et envoie son axone sur les muscles. — *cnm*, cellules nerveuses motrices du ganglion. — m^1, m^2, muscles transversaux et longitudinaux. Méthode de Golgi. D'après v. Lenhossèk, un peu modifié.

de l'organisme, tantôt s'enfoncent dans la profondeur. Dans le premier cas, elles sont les cellules sensorielles proprement dites; dans le second cas, elles sont les cellules sensorielles ganglionnaires. Voilà un premier élément de classification morphologique; c'est la situation des cellules sensorielles.

De plus, les cellules sensorielles tantôt présentent elles-mêmes des dispositifs particuliers qui assurent la réception de l'impression périphérique ;

c'est le cas notamment pour les cellules sensorielles demeurées superficielles. Tantôt elles sont dépourvues de ces particularités, qui sont présentées par d'autres cellules ectodermiques, qu'on avait prises autrefois pour les véritables cellules sensorielles, et que nous avons appelées sensorielles accessoires ou pseudo-sensorielles ; c'est le cas habituel quand les cellules sensorielles sont devenues profondes ou ganglionnaires. Enfin ou bien les éléments sensoriels sont diffus, disséminés à la surface du corps, comme dans les organes récepteurs anélectifs ; ou bien, au contraire, ils sont groupés et localisés en un organe des sens compact, comme dans les organes récepteurs électifs.

Tels sont les éléments de classification que nous possédons.

Nous examinerons plusieurs cas typiques.

Le Ver de terre présente le cas d'un organe des sens schématique et primitif sur les trois points que nous avons eus en vue ; les cellules sensorielles y sont en effet superfici lles, diffuses et ne sont pas accompagnées d'éléments accessoires. Quel que soit le point du tégument d'un Ver de terre qu'on examine, on y trouve, parmi les cellules ectodermiques de l'épiderme, des éléments spéciaux, qui se présentent partout avec le même caractère (fig. 274). Ces éléments, découverts par Smirnow, sont, comme l'ont établi v. Lenhossèk et Retzius, de véritables cellules sensorielles superficielles, ou, si l'on veut, des cellules ganglionnaires demeurées à la surface. Par une fibre nerveuse sensible, qu'on a considérée comme étant leur prolongement central, ces cellules se mettent en rapport avec les cellules nerveuses motrices du névraxe, de la chaîne nerveuse ventrale. Ces cellules satisfont donc à la condition exigée d'elles dans nos schémas pour être des cellules sensorielles. Il n'y a ici aucune trace de cellules pseudo-sensorielles, de cellules accessoires ; l'organe des sens est réduit à sa plus simple expression et à l'élément nécessaire, la cellule sensorielle. L'infériorité de cet organe sensoriel du Lombric est donc marquée tout à la fois : parce qu'il est diffus sur tout le tégument et que ses éléments ne se rassemblent pas en organites distincts ; parce qu'il a une constitution très simple et vraiment primitive et schématique, représenté qu'il est par les seules cellules sensorielles et dépourvu de tout élément accessoire ; parce que les cellules sensorielles sont toutes restées à la surface du corps ; parce qu'enfin au point de vue physiologique les éléments sensoriels ne sont pas différenciés et servent indifféremment, selon plusieurs auteurs, à la réception des diverses sortes d'impressions (1).

(1) Il y a cependant des réserves à faire sur plusieurs de ces caractères. Pour ce qui est de la distribution des cellules sensorielles à la surface du tégument, on connaît depuis Leydig des cellules spéciales qui sont groupées en « organes caliciformes », véritables organes des sens que Mojsisovics et d'autres ont décrits depuis, et qui d'après Langdon sont les mêmes que les cellules diffuses décrites par Lenhossèk et Retzius, auxquels leur groupement en organes aurait échappé. Quant à la différenciation des cellules, les avis sont partagés. Nagel considère comme nulle la différenciation ainsi que la spécialisation fonctionnelle des cellules isolées aussi bien que de celles groupées en organes caliciformes, et l'organe sensoriel du Lombric lui paraît un type de ces « organes sensoriels variables, universels » (nos organes anélectifs), formés de cellules bonnes à tout faire, c'est-à-dire à la fois visuelles, mécaniques, thermiques, chimiques : type primitif qui est à l'origine de tous les autres appareils sensoriels. Mais Hesse s'est élevé contre cette conception simpliste. Pour lui, il y a, même chez le Lombric, plusieurs sortes de cellules sensorielles, savoir : la cellule de l'organe caliciforme, qui porte à son extrémité libre un petit poil (Langdon) et qui

Il est des organes des sens, cependant pourvus de fonctions bien distinctes, qui, dans certains groupes de la série animale, n'atteignent pas une complication anatomique plus grande que l'appareil sensoriel du Ver de terre, et qui sont réduits aussi aux cellules sensorielles. Il en est ainsi pour les organes tactiles de certains Annélides, des Mollusques et des Arthropodes, d'après les recherches de V. Rath et de Retzius. Des cellules sensorielles, plus ou moins profondément placées au-dessous de la peau, émettent deux prolongements, l'un central, l'autre périphérique ; le premier se met en rapport avec les centres nerveux, le second forme une terminaison nerveuse à l'intérieur d'un appendice chitineux qui sert indubitablement pour la sensibilité tactile (fig. 275). Tel est le cas, dans les autennes et les palpes des Annélides, pour les pièces buccales et leurs annexes et pour les pattes marcheuses des Crustacés, pour le peigne des Scorpions, etc. Là où, comme chez les Arthropodes, il existe un tégument extrêmement dur, la perception sensorielle ne peut se faire

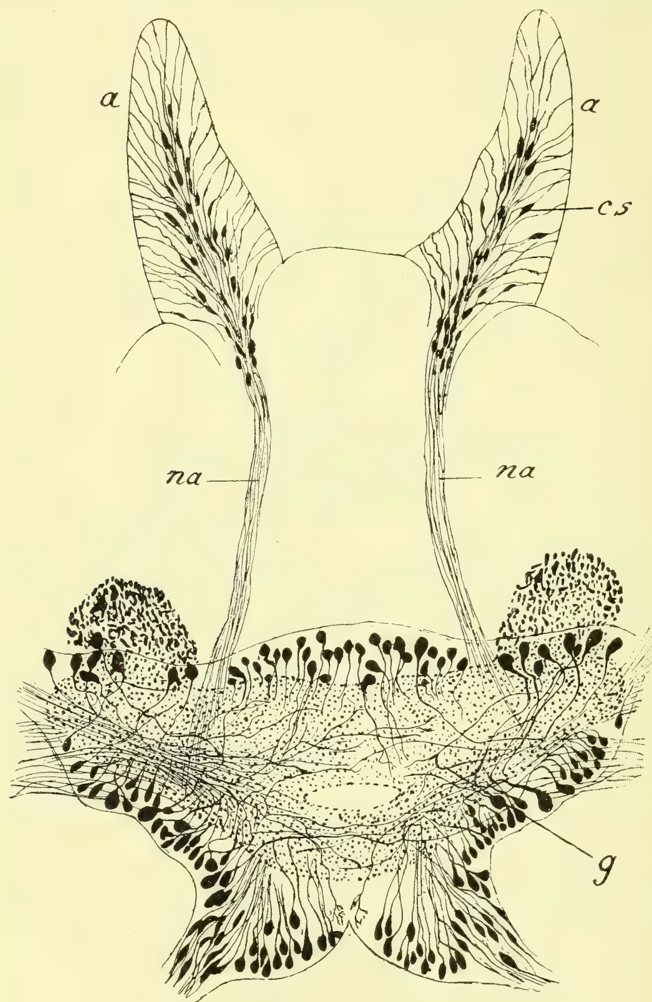


Fig. 275. — *Antennes et ganglion cérébroïde d'un Annélide* (Nereis diversicolor).

a, antennes. — *cs*, cellules sensorielles dont les fibres centrales forment le nerf antennaire *na*. — *g*, ganglion cérébroïde, dont quelques cellules ont été représentées. — Bleu de méthylène. D'après Retzius (les nerfs antennaires un peu raccourcis et le ganglion cérébroïde un peu modifié).

est une cellule à excitant chimique, gustative et olfactive à la fois; les cellules isolées de Lenhossèk-Retzius qui président à la sensibilité tactile; des cellules décrites par Hesse, préposées à la sensibilité lumineuse et caractérisées par l'existence d'un corps particulier, que nous retrouverons à propos des organes photo-récepteurs.

que dans les régions où le tégument est percé d'un canal; à cet endroit se trouve un poil (poil sensoriel) dans l'intérieur duquel se fait la terminaison nerveuse (fig. 276). Après cette étude synthétique des æsthètes, il nous faut passer en revue les diverses catégories d'organes des sens.

III. Organes tango-récepteurs et thermo-récepteurs (tact).

Ces organes sont confondus souvent sous la même dénomination commune d'organes du tact, bien qu'on soit arrivé dans beaucoup de cas, surtout chez les Vertébrés supérieurs, à distinguer les uns des autres les organes thermo-récepteurs et les organes tango-récepteurs, et que chez ces derniers on ait pu différencier plusieurs catégories.

Ils présentent une complication anatomique plus ou moins grande et sont le plus simples chez un grand nombre d'Invertébrés, notamment les Mollusques et les Arthropodes. Là, comme déjà nous l'avons vu, les cellules sensorielles (d'après les études de v. Rath et de Retzius), sont des éléments plus ou moins profonds, munis de deux prolongements, l'un central, qui est en rapport avec les centres nerveux, l'autre périphérique, qui vient chez les Arthropodes se terminer à l'intérieur d'un appendice chitineux tel qu'un poil sensoriel (fig. 276).

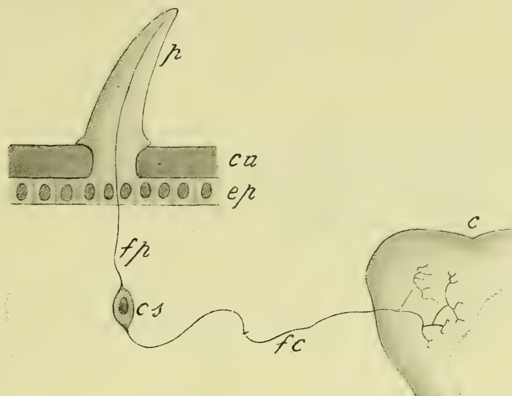


Fig. 276. — *Schéma de la cellule sensorielle d'un Arthropode.*

cs, cellule sensorielle. — *fp*, son prolongement périphérique se terminant dans le poil *p* qui dépasse l'épiderme *ep* et la cuticule *cu*. — *fc*, son prolongement central se distribuant à l'organe nerveux central *c*. Imité de vom Rath.

Ces cellules sont souvent isolées, ou d'autres fois plus ou moins étroitement groupées en une sorte de ganglion, ce qui implique déjà un certain perfectionnement. Mais, d'autre part, si ce n'est que la terminaison nerveuse se fait souvent à l'intérieur d'un organe spécial, le poil sensoriel, cette terminaison n'est pas autrement compliquée, et l'on n'y voit aucun dispositif particulier; par exemple, on n'y trouve pas de cellule accessoire, destinée à rendre plus parfaite l'impression périphérique. Le schéma des organes tactiles des Vertébrés ne diffère pas essentiellement du précédent (fig. 278).

Les cellules sensorielles qui les composent sont devenues seulement très profondes et se sont franchement concentrées en organes compacts ou ganglions situés très profondément, qu'il faut aller chercher sur les côtés de la moelle épinière ou dans la cavité cranienne au voisinage du cerveau,

et qui sont les *ganglions cérébro-spinaux*. Ces cellules sensorielles ont pris des caractères très nets de cellules nerveuses, bien qu'elles aient conservé un type spécial qui permet toujours de les distinguer de ces dernières. En raison de la situation très profonde qu'elles occupent, la fibre périphérique qui les rattache à la surface du corps s'est allongée considérablement et a pris elle aussi tout à fait les caractères d'une fibre nerveuse ordinaire, si bien que ce n'est que d'une façon théorique qu'on peut les considérer comme un prolongement de la cellule sensorielle et les homologuer au prolongement périphérique des autres cellules sensorielles.

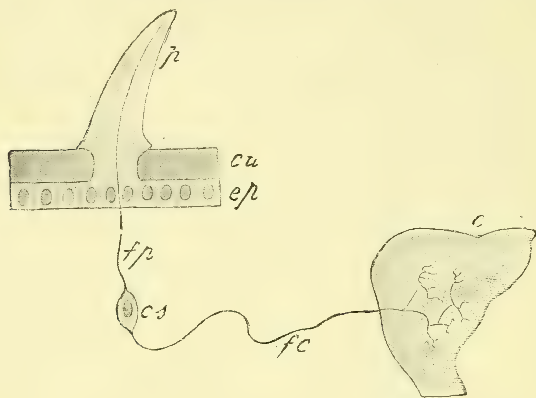


Fig. 277. — *Schéma de la cellule sensorielle d'un Arthropode.*
cs, cellule sensorielle — *fp*, son prolongement périphérique se terminant dans le poil *p* qui dépasse l'épiderme *ep* et la cuticule *cu*.— *fc*, son prolongement central se distribuant à l'organe nerveux central *c*. Imité de vom Rath.

La terminaison de cette fibre a lieu du reste de deux façons différentes, qui permettent de distinguer deux variétés principales parmi les organes du tact des Vertébrés.

Dans le cas le plus simple, qui rappelle par le mode de terminaison celui des Invertébrés (Cf. fig. 277 et 278), les terminaisons nerveuses tactiles qui se font soit dans les téguments, soit dans les parties plus profondes, sont des terminaisons libres, constituées uniquement par les fibres nerveuses, qui se terminent librement et isolément, sans contracter de relations spécifiques avec les cellules du voisinage, et sans se grouper en organes spéciaux (fig. 279). Cela n'empêche pas que le plus souvent ces terminaisons n'aient lieu dans des régions qui, de même que les poils sensoriels des Invertébrés, sont adaptées à la sensibilité tactile et sont différenciées dans ce but ; tels sont les *poils tactiles*.

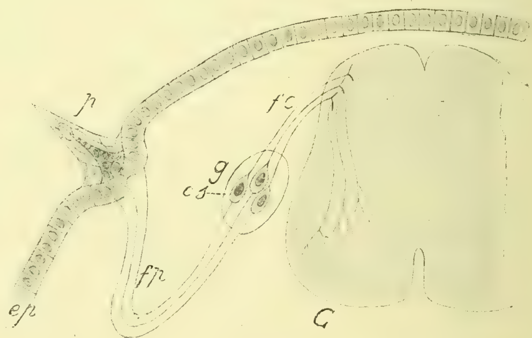


Fig. 278. — *Schéma d'un organe des sens tactile chez un Vertébré et de ses rapports avec le névraxe.*
cs, cellules sensorielles. — *g*, ganglion cérébro-spinal formé par ces cellules. — *fp*, fibre périphérique de la cellule sensorielle se terminant dans l'épiderme *ep* au niveau d'un appendice sensible de celui-ci, tel qu'un poil *p*. — *fc*, fibre centrale de cette même cellule, aboutissant à l'organe nerveux central (moelle ou cerveau) C.

Les nombreux auteurs (Retzius, van Gehuchten, etc.) qui ont décrit ces *terminaisons libres* en ont donné le schéma suivant, qu'on rencontre dans les diverses régions de la peau, dans la cornée, autour des poils tactiles. La fibre nerveuse périphérique, qui paraît issue d'une cellule sensorielle ganglionnaire et qui en représenterait le prolongement périphérique, après s'être divisée un grand nombre de fois, aborde le tégument, et, après avoir perdu ses enveloppes et s'être réduite à un axone nu, se termine par plusieurs ramifications dans le derme, au-dessous de la membrane basale, ou bien perfore cette dernière et pénètre dans l'épiderme où elle se ramifie en branches terminales qui s'arrêtent entre les cellules épidermiques (fig. 279). On peut, d'après le lieu de la terminaison, distinguer des *terminaisons dermiques* et des *terminaisons intra-épidermiques*, et dans les unes et dans les autres faire une place à part à celles qui siègent au niveau des poils tactiles et des formations similaires.



Fig. 279. — *Terminaison libre des fibres sensibles dans l'épithélium du palais du Chat.*
Méthode de Golgi. D'après Retzius.

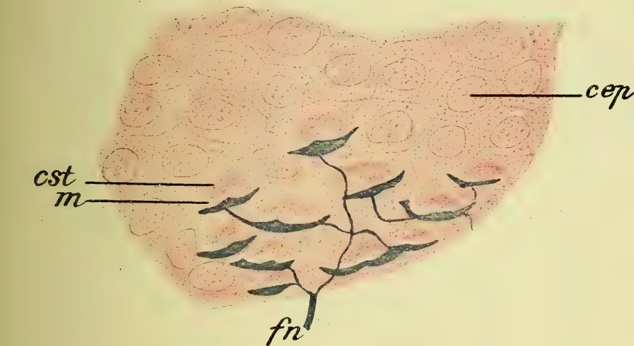


Fig. 280. — *Ménisques tactiles intra-épidermiques dans la peau du groin du Porc.*
cep, cellules épidermiques ordinaires. — *cst*, cellules sensorielles tactiles. — *m*, ménisques tactiles. — *fn*, fibre nerveuse afférente. D'après Ranvier (modifié quant à la teinte, en supposant la préparation réalisée par la méthode du bleu de méthylène).

Une complication survient dans ces terminaisons libres, qui va nous mener au deuxième cas de terminaisons tactiles.

Fréquemment, notamment dans certains organes doués d'une sensibilité plus exquise, tels que les poils tactiles de la moustache du Chat, le groin du Cochon, les dernières ramilles nerveuses, au lieu de se terminer tout à fait librement entre les cellules de l'épiderme, aboutissent à des renflements ou *ménisques tactiles* qui s'appli-

quent sur certaines cellules épidermiques, que l'on pourrait appeler, en raison de ce rapport, les *cellules tactiles* (fig. 280).

Le deuxième cas réalisé par les terminaisons tactiles peut être considéré comme le résultat d'une complication de cette disposition; cette complication peut être plus ou moins grande et varie beaucoup.



Fig. 281. — *Corpuscule de Grandry du bec du Canard.*

A, corpuscule en coupe longitudinale. — *ct*, les deux cellules tactiles; entre elles, en bleu, le disque tactile vu en coupe. — *n*, la fibre nerveuse qui fournit ce disque tactile. — B, disque tactile vu de face, avec sa fibre afférente *n*. Bleu de méthylène. × 480. D'après Scymonowicz, un peu modifié.

Dans ce cas, réalisé par les corpuscules tactiles, de forme si variée, qui ont été décrits chez les Vertébrés, la fibre sensible venue de la cellule ganglionnaire, après s'être dépouillée de ses enveloppes et s'être réduite à la partie essentielle, c'est-à-dire à l'axone, se termine de diverses façons à l'intérieur d'un petit organe, le *corpuscule du tact*, de configuration et de constitution très variables.

Un corpuscule tactile comprend toujours : la fibre nerveuse qui s'y termine, des cellules accessoires, en nombre variable, entre lesquelles se fait la terminaison nerveuse, et une capsule conjonctive plus ou moins développée qui entoure et individualise le petit organe. Dans les corpuscules relativement simples (*corpuscules de* Grandry) qui donnent au bec du Canard sa grande sensibilité, la fibre nerveuse vient se terminer, entre les deux ou trois grosses cellules claires dont se compose le corpuscule, par une sorte de disque tactile aplati, rappelant les ménisques tactiles appliqués sur les cellules épidermiques (fig. 281).

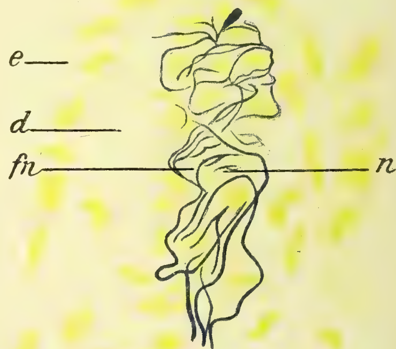


Fig. 282.— *Corpuscule de Meissner ou corpuscule du tact.*

Pulpe des orteils de l'Homme. — *e*, épiderme. — *d*, tissu conjonctif d'une papille du derme. — *fn*, fibre nerveuse du corpuscule. — *n*, noyaux de la masse interne du corpuscule. — D'après Leontowitsch (dessin simplifié quant aux couleurs).

Dans les massues terminales ou corpuscules tactiles proprement dits, la complication est beaucoup plus grande, soit de la part de la fibre nerveuse, soit du côté des cellules accessoires, soit enfin pour ce qui est de l'enveloppe.

Les massues terminales, appelées *corpuscules de* Krause, qu'on rencontre dans les muqueuses, notamment dans la conjonctive bulbaire de l'œil, sont formées par une fibre nerveuse se terminant dans une masse granuleuse et nucléée (massue centrale), qu'on peut considérer comme composée par un amas de cellules accessoires non délimitées, et qu'entoure une capsule conjonctive.

Les *corpuscules du tact* ou *corpuscules de* Wagner-Meissner (fig. 282), qui occupent la peau des parties les plus sensibles des doigts et des orteils, sont constitués essentiellement comme les précédents ; ils s'en distinguent par une striation transversale, qui est due, d'une part, à ce que les cellules de l'enveloppe conjonctive et leurs noyaux sont disposés transversalement, d'autre part, à ce que la fibre nerveuse avant de se terminer s'enroule au-dessous de l'enveloppe en des tours d'hélice très surbaissés. Dans les *corpuscules de* Vater-Pacini et dans les *corpuscules de* Herbst (fig. 283) qu'on rencontre dans les parties fibreuses, telles que le périoste, dans le tissu conjonctif sous-cutané et dans le mésentère, chez les Mammifères et les Oiseaux, c'est surtout la capsule qui est caractéristique. Elle est très épaisse et formée de lames concentriques entre lesquelles sont des noyaux de cellules aplaties ; d'où le nom de « corpuscules lamelleux », donné aussi à ces organes. L'intérieur du corpuscule est occupé par une masse granuleuse ou « massue centrale », semblable à celle des autres corpuscules. Une ou deux fibres nerveuses abordent cet organe, se distribuant dans la masse centrale, où elles se comportent différemment selon les corpuscules ; l'une d'elles émet sur son parcours des fibrilles collatérales diversement disposées ou se termine à son extrémité par un bouquet de ramilles ou simplement par une massue ; l'autre se ramifie en branches qui s'unissent en un réseau entourant la fibre précédente (fig. 283). Les *corpuscules génitaux* (fig. 284), situés dans la peau des organes génitaux externes et dans le tissu conjonctif qui les entoure, ressemblent beaucoup aux précédents ; on en avait fait une catégorie distincte à cause de la manière dont s'y terminent les fibres nerveuses. Chaque corpuscule reçoit en effet non pas une, mais deux fibres



Fig. 283. – *Corpuscule de Herbst ou corpuscule lamelleux.*

ca, capsule. — *n*, noyaux des cellules interlamellaires de la capsule. — *cst*, cellules étoilées de la capsule. — *mc*, massue centrale. — *n'*, ses noyaux. — *fn*, fibre nerveuse afférente. — *fn'*, fibre nerveuse fine, efférente, et *rf*, le réseau filamenteux qui lui donne naissance. Muqueuse palatine de Canard (ou d'Oie). D'après Dogiel (dessin combiné d'après plusieurs figures de l'auteur).

nerveuses, dont l'une, considérée comme afférente, se termine par une tige renflée, tandis que l'autre, qui est peut-être efférente, prend naissance dans un lacis de fibrilles qui remplit la masse centrale. On vient de voir que cette innervation n'est pas spéciale aux corpuscules de la région génitale et qu'elle existe aussi dans les corpuscules lamelleux, dont les corpuscules génitaux ne sont qu'une variété. Il est possible que cette double innervation soit un fait général, et que, comme surtout Dogiel l'a montré, chaque corpuscule reçoive la terminaison d'une fibre nerveuse afférente et forme les branches d'origine d'une fibre nerveuse efférente (fig. 283, 284).

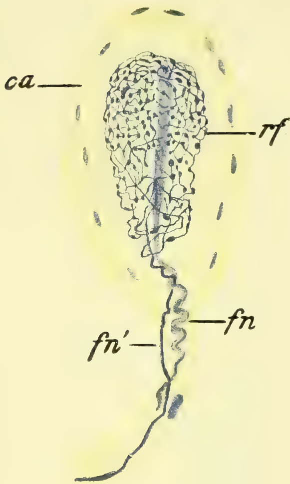


Fig. 284. — *Corpuscule génital de la gaine conjonctive de la prostate chez un Chien.*

ca, capsule. — *fn*, fibre nerveuse myélinique (afférente) se terminant par une tige renflée. — *fn'*, fibre nerveuse beaucoup plus fine (efférente) faisant suite au réseau filamenteux *rf* contenu dans la massue centrale. — D'après Timofeew.

Une place à part doit être faite aux *organes de la ligne latérale* des Poissons et des Amphibiens, éminences sensorielles produites par l'épiderme différencié, qui se trouvent soit à fleur de peau, soit enfoncées dans des canaux spéciaux, les « canaux de la ligne latérale », situés tant au niveau de la tête que le long de la ligne latérale du corps. Ces éminences sensorielles se composent de deux sortes de cellules : des cellules sensorielles et des éléments de soutien. Les premières sont, chez une larve de Batracien Urodèle par exemple, des cellules piriformes, dont la petite extrémité se prolonge à la surface de l'éminence en un bâtonnet sensoriel, en forme de cône allongé. Elles reçoivent des fibres nerveuses, qui les entourent de leurs ramifications les plus fines sans y pénétrer.

IV. Organes chemo-récepteurs.

A. **Organes stibo-récepteurs (odorat).** — Les organes *stibo-récepteurs ou olfactifs* sont très variés, et beaucoup d'organes sensoriels ont été rangés dans ce groupe sans raison bien sérieuse et faute de pouvoir leur assigner une autre fonction sensible. Parmi les organes indubitablement

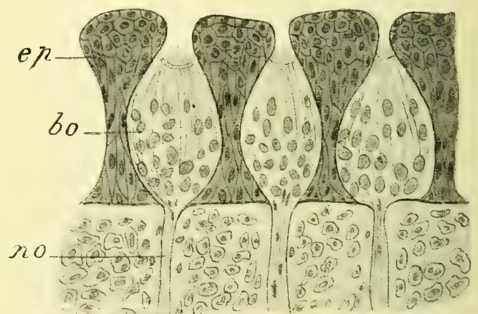


Fig. 285. — *Coupe de trois bourgeons sensoriels de la fosse olfactive de* Belone.

bo, bourgeon olfactif. — *no*, nerf olfactif. — *ep*, épithélium stratifié, indifférent. D'après Blaue.

olfactifs, il convient de citer les suivants. Les « rhinophores » des Mollusques sont des organes olfactifs céphaliques, portés par des tentacules, tels que le tentacule postérieur ou grand tentacule de l'Escargot, ou bien situés, comme chez les Céphalopodes, dans les fossettes du tégument ; les « osphradies » sont d'autres organes olfactifs des Mollusques, palléaux, c'est-à-dire placés sur le bord du manteau, formant une saillie ou bien une fossette épithéliale sensorielle et servant à l'épreuve du fluide respiratoire. Les organes olfactifs des Arthropodes sont situés dans les antennes des Insectes ou dans les peignes des Scorpions : organes qui ont été considérés par la plupart des auteurs, depuis les recherches de FOREL, BELLONCI et HAUSER comme servant à l'olfaction. Enfin, chez les Vertébrés, les organes de l'odorat sont représentés par les *fossettes olfactives*, plus ou moins anfractueuses et de forme plus ou moins compliquée, qui sont placées généralement sur le trajet du courant aérien.

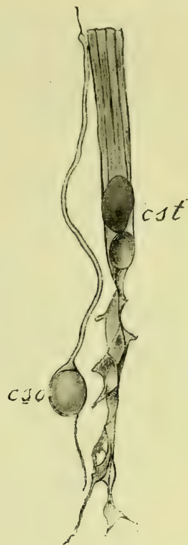


FIG. 286. — *Cellules de l'épithélium olfactif de la Salamandre* (Salamandra maculosa LAUR.).

cso, cellule olfactive. — *cst*, cellule de soutien. D'après RANVIER.

Dans ces divers cas, la cellule sensorielle occupe une situation superficielle, par laquelle l'organe olfactif est empreint d'un caractère primitif, qui permet de le mettre sur le même rang que l'organe sensoriel diffus du Ver de terre. C'est un élément allongé, que caractérise bien la présence d'un *poil* ou *cil olfactif* qui termine son extrémité libre ; c'est une cellule différenciée, la *cellule olfactive*. A côté des cellules sensorielles ou olfactives, on a décrit dans l'organe olfactif d'autres cellules, dépourvues de fonction sensible, et remplissant le rôle de cellules de soutien ; mais plusieurs auteurs n'ont pas voulu voir de différence fondamentale entre ces deux catégories cellulaires, de sorte qu'on ne trouve pas nettement exprimée dans l'organe olfactif la distinction que nous avons schématiquement établie plus haut entre la cellule sensorielle et la cellule de soutien. La cellule sensorielle ou olfactive se met en rapport avec une cellule cérébrale par une fibre nerveuse, dite *fibre olfactive*, qui part de son extrémité profonde et qu'on a considérée comme son prolongement central. Ce rapport s'établit de façon assez remarquable ; la fibre olfactive se ramifie à son extrémité, et ses ramifications en s'enchevêtrant dans celles de la fibre qui vient de la cellule cérébrale forment avec ces dernières un petit nodule ou peloton appelé *glomérule olfactif* (Vertébrés, Insectes).

L'organe olfactif des Vertébrés, pris pour exemple, se compose de l'*épithélium olfactif*, étalé en une *membrane olfactive ;* celle-ci tapisse la totalité ou une partie seulement des *fosses olfactives* ou *fosses nasales*, comprises dans une appendice de la tête plus ou moins saillant, qui est le *nez*. L'épithélium olfactif consiste en deux sortes de cellules, les *cellules sensorielles* et les *cellules de soutien*, le plus souvent disséminées sans ordre, quelquefois concentrées en de petits groupes ou bourgeons analogues aux bourgeons du goût que nous étudierons plus loin [chez les Poissons,

d'après Blaue (fig. 285)]. Les cellules de soutien (fig. 286, *cst*) ont en général la forme cylindrique ; leur base porte des sortes de cils : leur moitié supérieure, qui renferme le noyau, se distingue par l'existence de granules rangés en lignes verticales et par la présence d'un pigment jaune, auquel la mem-

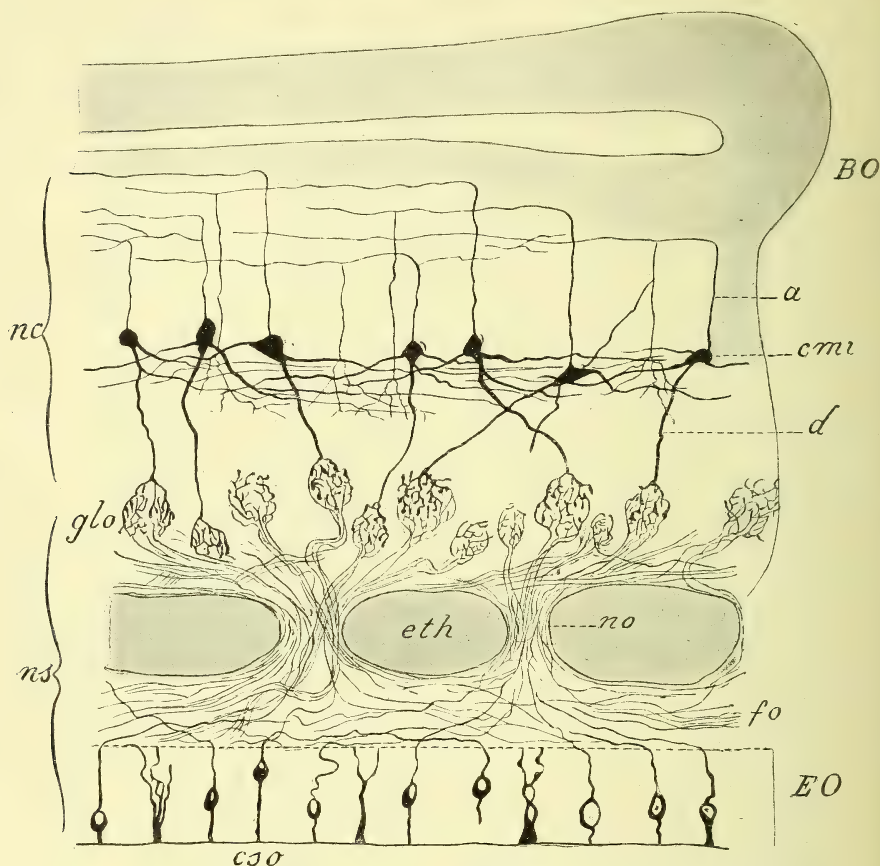


Fig. 287. — *Coupe schématique de l'épithélium olfactif et du bulbe olfactif.*

EO, épithélium olfactif dont les cellules sensorielles olfactives *cso* sont visibles. — *fo*, fibres olfactives, prolongements centraux des cellules sensorielles formant les filets du nerf olfactif *no*, qui pénètrent dans la cavité cranienne en traversant les trous de la lame criblée de l'ethmoïde *eth*.— *glo*, glomérules olfactifs. — *cmi*, cellules mitrales dont le prolongement descendant entre en contact avec la fibre olfactive à l'intérieur du glomérule olfactif, tandis que le prolongement ascendant *a* se met en rapport avec une cellule nerveuse centrale du cerveau. BO, le bulbe olfactif, vu en raccourci, sa cavité et sa paroi dorsale étant fort réduites en épaisseur. — *ns*, étendue verticale du neurone sensoriel ou olfactif. — *nc*, étendue verticale du neurone central ou mitral. En partie d'après Van Gehuchten.

brane olfactive doit sa coloration propre et le nom de « tache jaune » ; la moitié inférieure est grêle, de forme très irrégulière, offrant des échancrures profondes, qui avec celles des cellules voisines limitent des niches où sont renfermés les corps cellulaires des éléments sensoriels.

Ces derniers, ou cellules olfactives (fig. 286, *cso*), sont formés d'un corps cellulaire arrondi ou ellipsoïdal contenant le noyau et de deux prolongements : l'un périphérique, très grêle, en forme de bâtonnet, surmonté d'un

fin poil, le poil ou cil olfactif, plonge dans le milieu, l'air ou l'eau, qui baigne la fosse olfactive, et en reçoit le premier les effluves odorantes ; l'autre prolongement, central, très fin aussi, a tous les caractères d'une fibre nerveuse, d'un axone (MAX SCHULTZE). C'est par ce prolongement central que la cellule olfactive se met en relation avec une cellule cérébrale ; c'est lui en effet qui se continue avec la fibre olfactive, trait d'union entre les cellules sensorielle et cérébrale (fig. 287). Les fibres olfactives pénètrent toutes dans le crâne en formant le *nerf olfactif* et s'enfoncent dans un appendice du cerveau, le *bulbe olfactif* ou *rhinencéphale*, où elles forment les *glomérules olfactifs* en se mettant en rapport avec des fibres issues de cellules cérébrales contenues dans le bulbe olfactif et nommées en raison de leur forme « cellules mitrales ». Celles-ci sont à leur tour en connexion avec des cellules nerveuses centrales contenues dans le cerveau même, auquel est transféré finalement l'impression odorante (fig. 287). RAMON CAJAL, P. RAMON, VAN GEHUCHTEN et MARTIN, V. LENHOSSÈK, RETZIUS, KÖLLIKER, etc., ont interprété ces diverses relations de la façon suivante, conforme à la théorie du neurone. La cellule olfactive est un neurone bipolaire ; la fibre olfactive, qui la relie à la cellule cérébrale au niveau du glomérule olfactif, n'est autre que la continuation du prolongement central du neurone sensoriel. Cette fibre olfactive, au niveau du glomérule, ne s'anastomose pas avec la fibre venue de la cellule mitrale ; mais les ramifications de l'une et de l'autre s'entrecroisent en un plexus serré où elles n'ont que des relations de contact et non de continuité. La voie olfactive est donc discontinue et se compose essentiellement de deux neurones ou cellules indépendantes : un neurone superficiel, sensoriel, la cellule olfactive, sorte de cellule ganglionnaire demeurée à la surface ; un neurone profond ou cérébral, la cellule mitrale, espèce de cellule cérébrale projetée en dehors dans une expansion cérébrale, le bulbe olfactif.

B. **Organes gusto-récepteurs** (goût). — On ne connaît bien, en fait d'*organes gusto-récepteurs* ou *gustatifs* que ceux des Vertébrés. Les *fibres gustatives* ou fibres sensibles préposées à la conduction des impressions gustatives se terminent superficiellement dans l'épithélium de la muqueuse linguale à l'intérieur d'organes particuliers appelés les *bourgeons du goût*. Ces fibres sensibles sont groupées en un *nerf gustatif*, le *nerf glosso-pharyngien* de l'anatomie. Par leur extrémité profonde elles sont en connexion avec des cellules sensorielles ganglionnaires groupées en un *ganglion* situé sur le trajet du nerf glosso-pharyngien (« ganglion d'Andersch »).

Les bourgeons du goût, appelés aussi « calices du goût », découverts par LÖVEN et SCHWALBE, sont localisés chez les Mammifères dans l'épithélium lingual qui tapisse les *papilles de la langue* (papilles fongiformes, caliciformes et foliées) (fig. 288). Leur forme, un peu variable selon les espèces animales, est habituellement celle qu'indique leur nom, d'un bourgeon ovoïde (fig. 288). Ils sont situés dans une fossette qui leur est creusée dans l'épithélium et qui communique avec la cavité buccale par un canal étroit ou « pore gustatif ». Deux sortes de cellules les composent (fig. 289). Les unes, de forme générale cylindrique plus ou moins aplatie, sont de simples *cellules de soutien*, distribuées surtout à la périphérie du bourgeon gustatif, auquel elles forment une sorte d'enveloppe. Les autres, moins

nombreuses que les précédentes et plus grêles, sont les cellules sensorielles ou *cellules gustatives ;* elles portent à leur extrémité libre une sorte de poil ou de pointe, qui s'engage dans le canal et même dans le pore gustatif ; leur extrémité profonde, obtuse, effilée ou trifurquée, est en relation avec une fibre terminale du nerf gustatif. Il y a deux façons de se figurer cette relation. On croyait autrefois que la cellule gustative se continuait directement avec la fibre gustative à laquelle elle était comme appendue. Les recherches faites depuis, à l'aide du procédé chromo-argentique et du bleu de méthylène, par v. Lenhossèk, Jacques et d'autres ont amené à interpréter

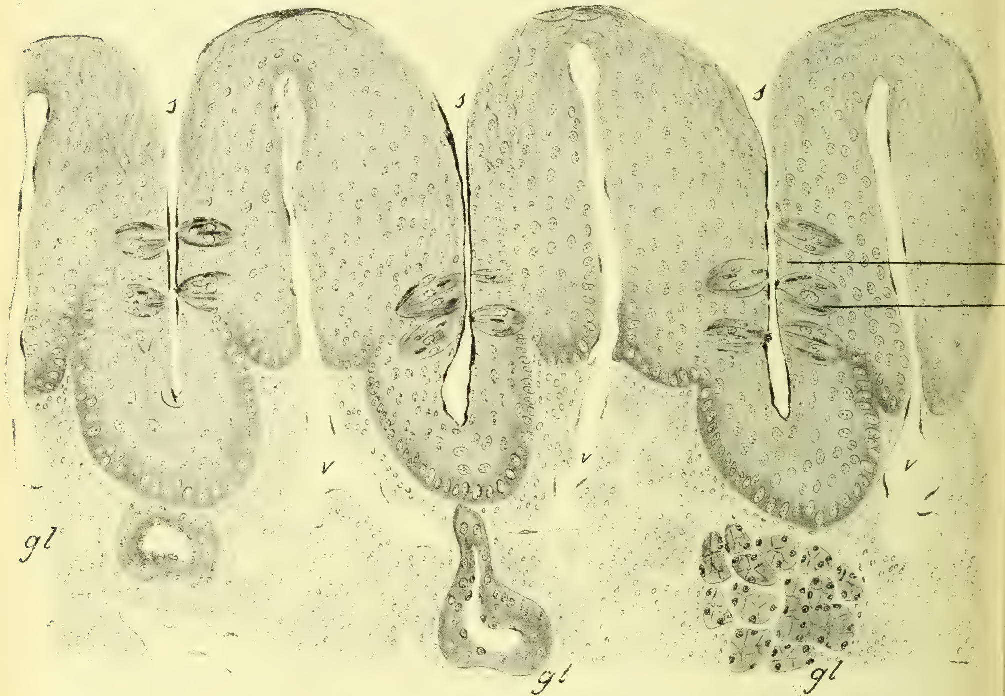


Fig. 288. — *Coupe d'une papille foliée de la langue du Lapin, avec les bourgeons du goût.*
s, sillons de la papille sur les parois desquels sont disposés les bourgeons du goût *bg*. — *ep*, épithélium stratifié indifférent. — *gl*, glandes séreuses ou de v Ebner. — *v*, vaisseaux sanguins. × 125.

tout autrement les relations entre les cellules gustatives et les fibres, et à se faire de la constitution des organes gustatifs une idée tout autre, favorable à la théorie du neurone.

D'après ces recherches, les fibres gustatives n'ont avec les cellules sensorielles des bourgeons gustatifs que des relations de contiguïté ; après avoir pénétré dans le bougeon du goût, elles forment un « plexus intragemmal », dont les branches entourent les cellules gustatives sans se continuer directement avec elles (fig. 290). Ces fibres ne sont donc pas les prolongements centraux des cellules gustatives, contrairement aux fibres olfactives qui étaient ceux des cellules olfactives (fig. 291). Elles représentent tout au contraire les prolongements périphériques de cellules ganglionnaires grou-

pées en un ganglion d'Andersch situé sur le trajet du nerf glosso-pharyngien ou gustatif (fig. 291). Ce sont ces cellules ganglionnaires qui seraient, dans l'opinion actuellement classique, les véritables cellules sensorielles ; elles équivalent aux cellules olfactives, dont elles ne diffèrent que par leur situation profonde (fig. 291). Quant aux cellules gustatives, prises longtemps pour les vraies cellules sensibles, elles n'ont que la valeur d'éléments accessoires, de cellules pseudo-sensorielles, annexées à la terminaison des cellules sensorielles ganglionnaires (fig. 291).

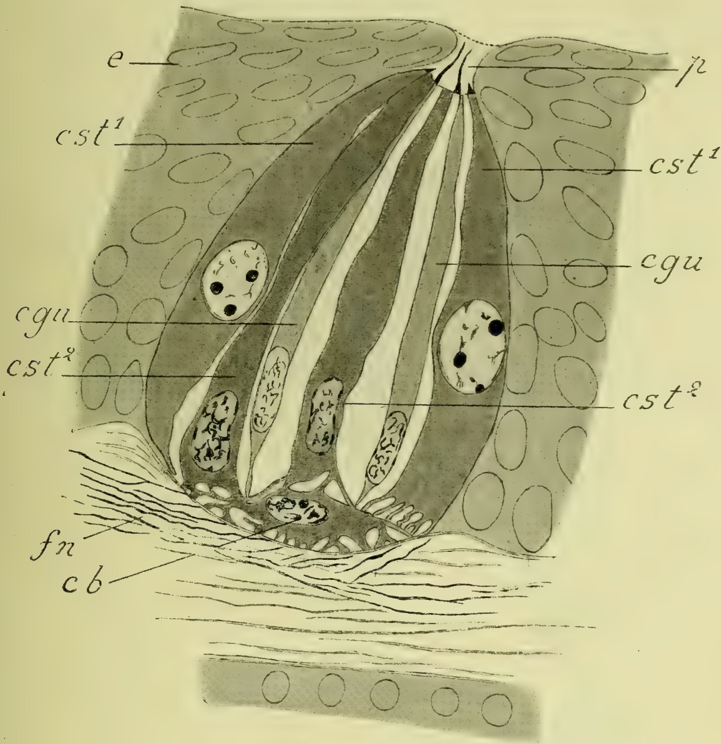


Fig. 289. — *Coupe demi-schématique d'un bourgeon du goût du Lapin, avec les deux principales sortes de cellules.*

e, épithélium ordinaire. — *p*, pore gustatif (orifices interne et externe de ce pore marqués par une ligne pointillée). — *cgu*, cellules gustatives.— *cst*, cellules de soutien. Elles sont de deux sortes : les unes, extérieures, ou piliers (cst^1) ; les autres, intérieures et mélangées aux cellules gustatives, ou cellules en bâtonnet (cst^2) ; en outre, *cb*, cellules basales. — *fn*, fibres nerveuses. × 667. D'après Hermann.

5° ORGANES PHONO-RÉCEPTEURS, STATO-RÉCEPTEURS ET ROTATO-RÉCEPTEURS (SENS DE L'AUDITION, DE L'ESPACE ET DE L'ÉQUILIBRE)

A. **Organes stato-récepteurs (statocystes) des Invertébrés.** — Ces divers organes ont été autrefois confondus les uns avec les autres sous la rubrique commune « d'organes de l'ouïe ». La raison de cette confusion est en partie

dans leur analogie de constitution histologique et dans leur proximité anatomique, comme elle est aussi due à l'erreur anthropomorphique qui a fait attribuer aux animaux inférieurs le seul sens, celui de l'ouïe, que l'Homme se connaissait tout d'abord. On a donc au début nommé organes de l'ouïe chez les Invertébrés des organes qui leur procurent bien plutôt les sensations de l'espace et de l'équilibre, lesquelles sont certainement bien plus répandues et plus générales que les sensations auditives. C'est ce qu'a

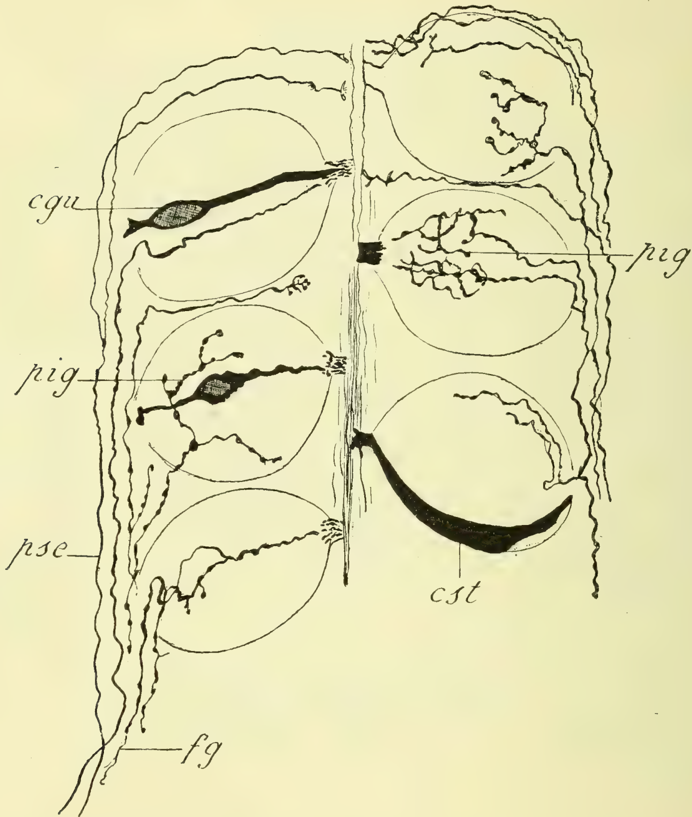


FIG. 290. — *Terminaisons nerveuses dans l'organe du goût (papille foliée) du Lapin.*

Méthode de Golgi. — *fg*, fibres gustatives venues des cellules ganglionnaires du nerf gustatif (glosso-pharyngien). — *pse*, plexus sous-épithélial formé par ces fibres. — *cgu*, une cellule gustative imprégnée par le procédé. — *cst*, une cellule de soutien. — *pig*, plexus intragemmal formé à l'intérieur d'un bourgeon du goût, dont les fibres ne se continuent pas avec les cellules gustatives. D'après RETZIUS.

établi une analyse physiologique attentive des fonctions de ces prétendus organes auditifs, due surtout aux recherches de DELAGE, BUNTING, BETHE, BEER. Cette analyse a dégagé de la catégorie confuse des organes de l'ouïe les organes de l'équilibration et du sens de l'espace.

L'*organe stato-récepteur ou de l'équilibre* n'est influencé, grâce à sa situation profonde et à certains moyens protecteurs, que par des mouvements, tels que ceux que produit la pesanteur. L'*attraction terrestre* en effet, qui n'est pas un excitant nerveux, le devient, grâce à l'adjonction de dispositions spéciales, telles que des corps à poids spécifique déterminé. Le dispositif

habituel est le suivant. Un corps d'une certaine densité, une pierre par exemple, appelé *pierre auditive* ou *otolithe* (mieux « statolithe ») est suspendu dans un liquide contenu à l'intérieur d'une vésicule, la *vésicule auditive* ou *otocyste* (mieux *statocyste*). On comprend que, si la paroi de cette vésicule est en relation avec des nerfs, quand cette pierre se déplacera par la pesanteur, à la suite des changements de position et d'orientation de l'animal, ses déplacements, perçus par l'animal, pourront le renseigner sur sa position nouvelle.

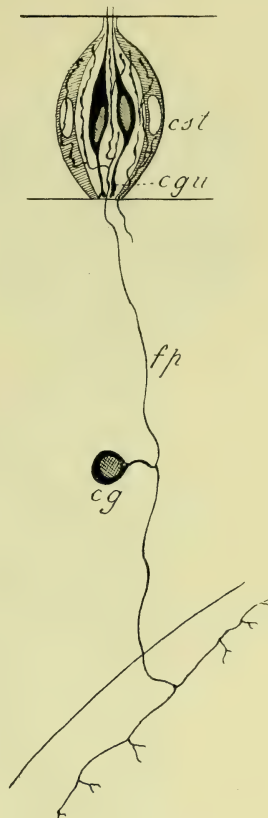


Fig. 291. — *Schéma de l'organe du goût.*

cgu, cellule gustative. — *cst*, cellule de soutien. — *cg*, cellule ganglionnaire. — *fp*, fibre du nerf glosso-pharyngien, prolongement périphérique d'une cellule ganglionnaire.

Tel est l'appareil stato-récepteur, construit selon les nécessités physiologiques. Sa constitution morphologique est d'ailleurs très variable et de complication plus ou moins grande.

Le cas le plus simple est celui où le statocyste est représenté par une seule cellule dite *cellule auditive*, creusée d'une cavité à l'intérieur de laquelle sont suspendus un ou plusieurs otolithes. Tel est le cas du *Beroë*, *de Pontoscolex* (Samassa, Eisen) (fig. 292). L'otolithe représente alors une sorte d'enclave de la cellule auditive.

Les *corps marginaux* des Méduses (fig. 293) renferment un amas de statocystes semblables. Ces corps, situés sur le pourtour de l'ombrelle, sont des organes des sens composés qui renferment en eux plusieurs organes sensoriels préposés à des sens distincts. Le corps marginal n'est pas plein, mais creux ; c'est une sorte de tentacule dans lequel pénètre un cæcum gastro-vasculaire, tapissé par l'entoderme. Au fond de ce cæcum dilaté en un sac, l'entoderme est modifié en un amas de cellules à otolithes ; en un point de l'ectoderme du corps marginal, se trouve une tache pigmentaire, fonctionnant comme appareil visuel ; enfin, au-dessus du corps marginal, sur la face dorsale de l'ombrelle, existe une fosse olfactive tapissée par des cellules sensorielles. L'amas de cellules otolithiques, de statocystes, est composé de cellules qui ont produit chacune un otolithe.



Fig. 292. *Cellule à otolithe de* Beroë. × 750. D'après Samassa.

L'organe du corps marginal des Méduses n'est qu'un agrégat de cellules à otolithes. Partout ailleurs, au contraire, les statocystes sont de véritables organes pluricellulaires. Ces organes naissent comme des invaginations de l'ectoderme, « fossettes auditives » ou « otocryptes », qui deviennent le plus souvent des « vésicules

auditives » ou « otocystes ». Ceux-ci se composent : de plusieurs cellules épithéliales formant la paroi de la vésicule, habituellement pourvues de

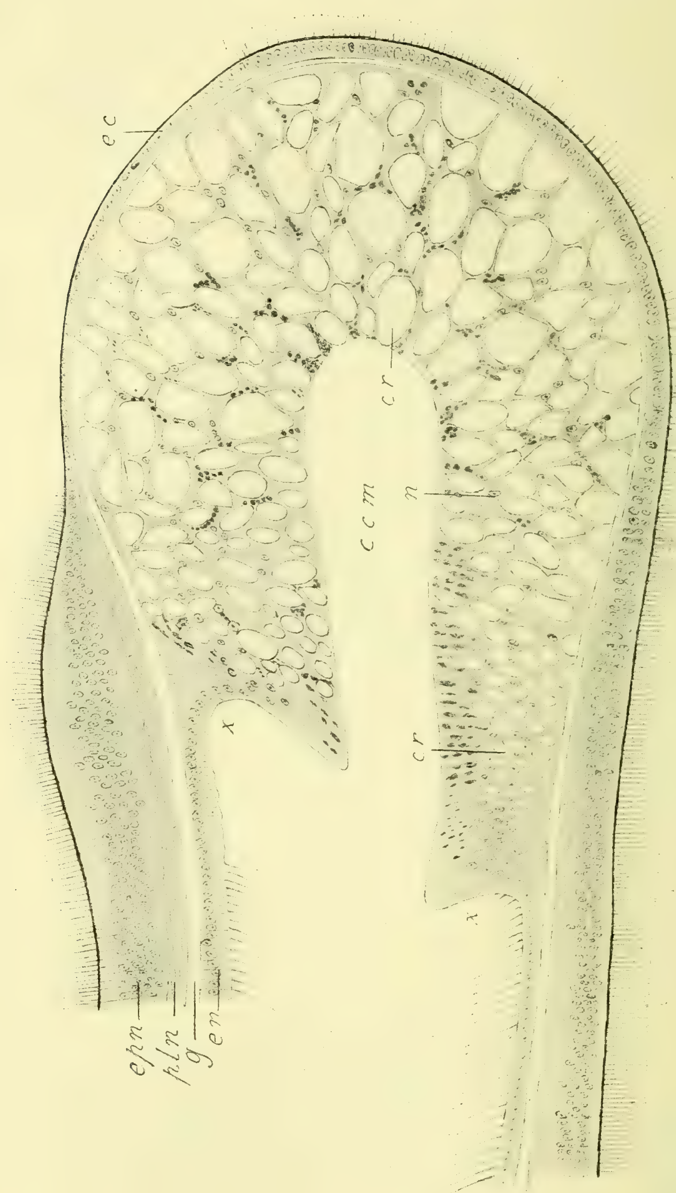


FIG. 293.— *Corps marginal d'une Méduse* (Rhizostoma CUVIERI PÉR.) *avec l'amas de cellules à otolithes.* Coupe longitudinale. — *ccm*, cavité du corps marginal. — *ec*, ectoderme. — *en*, entoderme. — *epn*, épithélium nerveux; avec *pln*, plexus nerveux. — *g*, gelée et lame de soutien. entre l'ectoderme et l'entoderme. — *x*, *x*, lieux de passage de l'entoderme aux cellules à otolithes. — *n*, noyaux de ces cellules. — *cr*, *cr*, cristaux otolithiques. × 200. D'après HESSE.

cils et en général assez différenciées pour qu'on puisse les distinguer comme *cellules auditives*; d'un *nerf* dont les fibres terminales entrent en relation avec les cellules; d'une ou plusieurs *pierres auditives*, tantôt peu

nombreuses et volumineuses (« otolithes »), tantôt formant un véritable sable

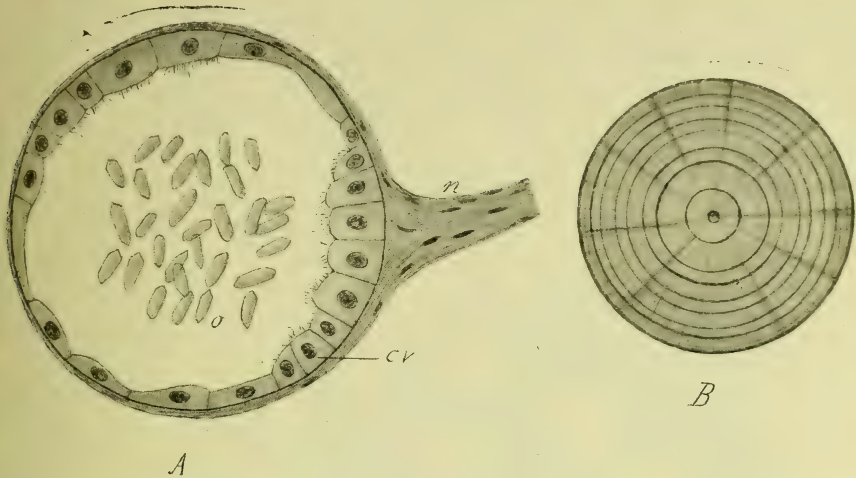


Fig. 294. — *Coupe demi-schématique de l'otocyste de l'Escargot et otolithe de* Cyclostoma elegans.
A. *cv*, cellules épithéliales ciliées vibratiles. — *o*, otolithes. — *n*, nerf. — B- Otolithe, d'après Garnault. × 250.

auditif (« otoconie »), qui sont contenues dans la cavité de l'otocyste, et dont l'ébranlement par les ondes sonores ou par le déplacement de l'animal se

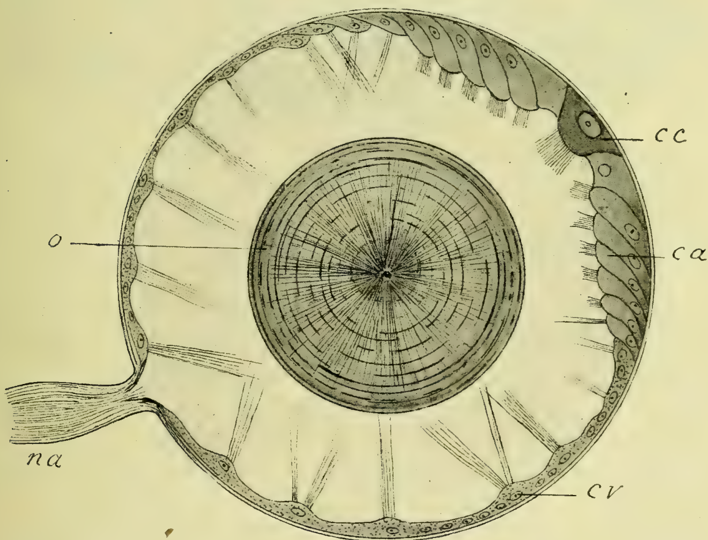


Fig. 295.— *Statocyste d'un Hétéropode, le* Pterotrachea.
na, nerf auditif. — *cv*, cellules ciliées vibratiles. — *ca*, cellules auditives.— *cc*, cellule centrale. — *o*, otolithe. D'après Claus.

communique aux cils avec lesquels ils sont en rapport et aux cellules auditives.

Ces organes auditifs sont portés au début, c'est-à-dire dans les cas les

plus primitifs, par des appendices affectés à la sensibilité tactile générale : preuve évidente que ce ne sont que des endroits fonctionnellement spécialisés de ces appendices et que la fonction auditive n'est qu'un cas particulier et un perfectionnement de la fonction tactile. Cette origine tactile du sens de l'ouïe fait comprendre comment le sens auditif est en même temps un sens d'orientation (Delage). Aussi voit-on les otocystes portés sur des appendices servant à la locomotion de l'animal ou détournés de cet usage : ainsi ce sont chez les Décapodes les antennules, chez les Annélides Polychètes les cirrhes parapodiaux, qui supportent les organes auditifs (Ehlers, Béra-

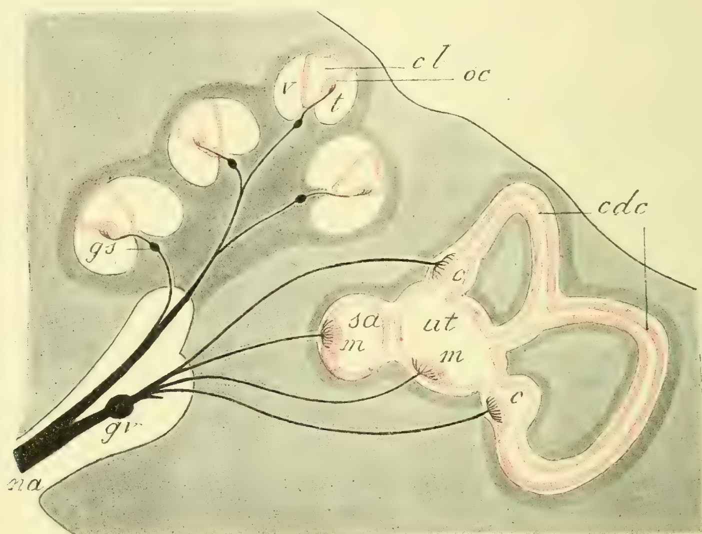


Fig. 296. — *Schéma de l'appareil auditif (oreille interne) et de ses ganglions.*

cl, canal limacéen ou de Corti. — *v*, *t*, rampes vestibulaire et tympanique du limaçon. — *oc*, organe de Corti. — *sa*, saccule. — *ut*, utricule. — *m*, tache acoustique (*macula*). — *cdc*, canaux demi-circulaires. — *c*, crête acoustique (*crista*). — *na*. nerf auditif. — *gs*, ganglions spiraux ou de Rosenthal. — *gv*, ganglion vestibulaire ou de Scarpa. D'après Math. Duval, un peu modifié.

neck); de même les organes latéraux des Capitellidés, qui servent au sens de l'audition, ne sont que des différenciations des membres (Eisig).

L'otocyste de l'Escargot ou d'une Patelle est construit sur le type ci-dessus décrit (fig. 294). Il se compose d'une paroi épithéliale formée de cellules ciliées, enfermant une cavité spacieuse où sont suspendus de nombreux otolithes; un nerf vient s'étaler tout autour de l'otocyste en un riche plexus nerveux.

Une nouvelle complication surgit dans le statocyste si souvent décrit d'un Mollusque Hétéropode, le *Pterotrachea* (Ranke, Claus, Solger) (fig. 295). La paroi épithéliale de ce statocyste est formée de deux sortes de cellules ; les unes, « cellules à coussinets ou à cils », ne sont pas à proprement parler sensorielles; les autres, qui seules possèdent cette qualité, étant seules en relation avec le nerf sensoriel, ne sont pas disséminées dans la paroi de la vésicule ; mais, ainsi que Boll l'a montré, elles sont groupées et concentrées autour du point d'entrée du nerf en une plage, qu'on peut appeler « tache

acoustique », parce qu'elle ressemble à une formation de ce nom que nous allons trouver chez les Vertébrés.

B. **Organes phono-récepteurs, stato-récepteurs et rotato-récepteurs des Vertébrés.** — La portion essentielle de l'appareil auditif et des organes rotato- et stato-récepteurs des Vertébrés est représentée chez ceux-ci, à l'état embryonnaire, par une portion invaginée du revêtement ectodermique, par une otocrypte, fossette qui se ferme ensuite en une vésicule close ou otocyste, la *vésicule labyrinthique* ou *auditive*. Celle-ci se complique beaucoup ensuite en donnant un certain nombre d'organes creux distincts, le *vestibule* comprenant l'*utricule* et le *saccule*, les *canaux demi-circulaires* avec leurs *ampoules*, le *limaçon* ou la *lagena* (fig. 296). L'ensemble de ces organes constitue le *labyrinthe membraneux* de l'oreille interne ; le limaçon seul ou la lagena est un véritable organe auditif, bien caractérisé ; les autres parties sont en rapport avec les sens de l'espace et de l'équilibration.

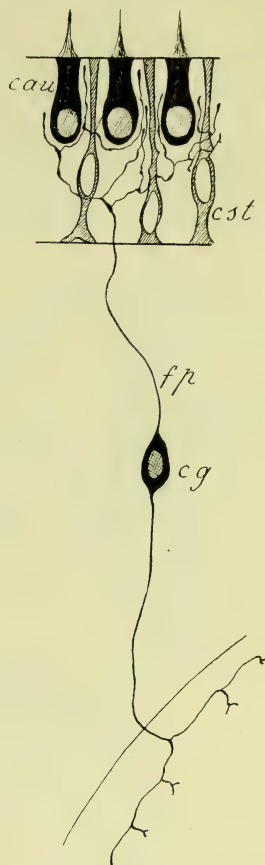


Fig. 297. — *Schéma de l'organe auditif.*

cau, cellule auditive. — *cst*, cellule de soutien. — *cg*, cellule ganglionnaire. — *fp*, fibre du nerf auditif, prolongement périphérique d'une cellule ganglionnaire.

Les cellules qui composent la paroi de ces divers organes se différencient dans certains points en cellules sensorielles, dont l'assemblage donne lieu à des plages de configuration variée : la *tache acoustique* (la *macula acustica*) dans le saccule et l'utricule, la *crête acoustique* (*crista acustica*) dans le canal demi-circulaire, l'*organe de Corti* dans la lagena ou le limaçon. Ici, comme pour les organes gustatifs, on croyait d'abord que les rameaux terminaux du nerf sensoriel ou auditif se terminaient en se continuant directement avec les cellules sensorielles. Les recherches faites à l'aide des nouveaux procédés d'étude du système nerveux ont montré qu'il n'y avait, ici aussi, que des relations de contact entre ces rameaux nerveux terminaux et les cellules sensorielles, que ces rameaux ne représentaient pas les prolongements centraux de ces cellules, mais les prolongements périphériques de cellules sensorielles ganglionnaires plus profondément situées sur le trajet même du nerf auditif, que par suite ces cellules ganglionnaires seules étaient les cellules sensorielles véritables et que les prétendues cellules sensorielles n'avaient que la valeur de cellules pseudo-sensorielles ou accessoires (fig. 297).

Les cellules ganglionnaires ont deux prolongements : l'un périphérique, qui contracte avec les éléments de l'épithélium auditif les relations qu'on vient de voir ; l'autre central, qui forme l'une des fibres du nerf auditif et va se mettre en rapport avec des cellules nerveuses centrales (fig. 297).

Des dispositifs spéciaux assurent l'ébranlement des cellules pseudo-sensorielles et des filets terminaux qui leur sont accolés. Tantôt ce sont des pierres auditives, comparables à celles des Invertébrés : soit des otolithes volumineux, comme dans le saccule et l'utricule, soit un très grand nombre de pierres très fines formant la poussière auditive ou otoconie. Tantôt, comme pour les ampoules des canaux demi-circulaires et pour le limaçon, ce sont des productions cuticulaires de forme bizarre, telles les « cupules terminales » dans les ampoules, la « membrane de Corti » dans le limaçon.

C'est dans les *organes stato-récepteurs et rotato-récepteurs* (*utricule, saccule et canaux demi-circulaires*) que la paroi épithéliale sensorielle offre la constitution la plus simple. D'après les recherches de NIEMACK, LENHOSSÈK, RETZIUS, la structure d'une crête ou d'une tache acoustique est la

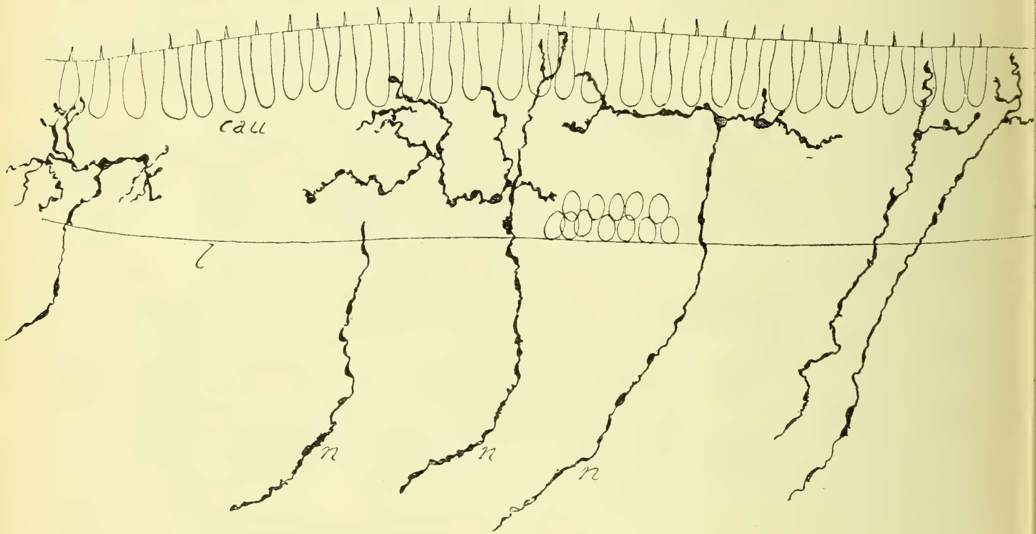


FIG. 298. — *Macula d'un embryon de Poulet du 11e jour d'incubation avec les terminaisons nerveuses.*
l, limite de l'épithélium. — *cau*, cellules auditives. — *n*, nerfs. Méthode de Golgi. D'après RETZIUS

suivante (fig. 298). Il existe deux rangées de cellules : les unes, cylindriques, recouvertes de poils ou cils, sont les cellules sensorielles ou plutôt pseudo-sensorielles, dites *cellules auditives* ; les autres, disposées en une rangée plus profonde, mais envoyant des prolongements entre les cellules auditives, sont des *cellules de soutien*. Les fibres nerveuses s'enfoncent entre les cellules de soutien, et forment au-dessous des cellules auditives un plexus duquel se détachent des branches ascendantes qui entourent la base des cellules auditives et montent dans leurs interstices, sans s'unir en aucun point directement à elles (fig. 298). Ces fibres sont les prolongements périphériques de cellules sensorielles ganglionnaires qui forment un *ganglion* (« ganglion vestibulaire » ou « de Scarpa ») placé sur le trajet du *nerf auditif*.

L'organe de Corti du limaçon offre une disposition plus compliquée. Cet organe représente en quelque sorte la tache acoustique de la membrane épithéliale du limaçon ; elle n'est qu'une région différenciée de la paroi épithéliale limacéenne, comme l'étude du développement du limaçon

permet de le constater. Une coupe d'un tour de spire du limaçon, pratiquée chez un embryon déjà assez âgé (fig. 299), montre que la cavité de l'organe se décompose en trois rampes adossées, la rampe vestibulaire et la rampe tympanique, comprenant entre elles la rampe moyenne ou de Corti, de forme

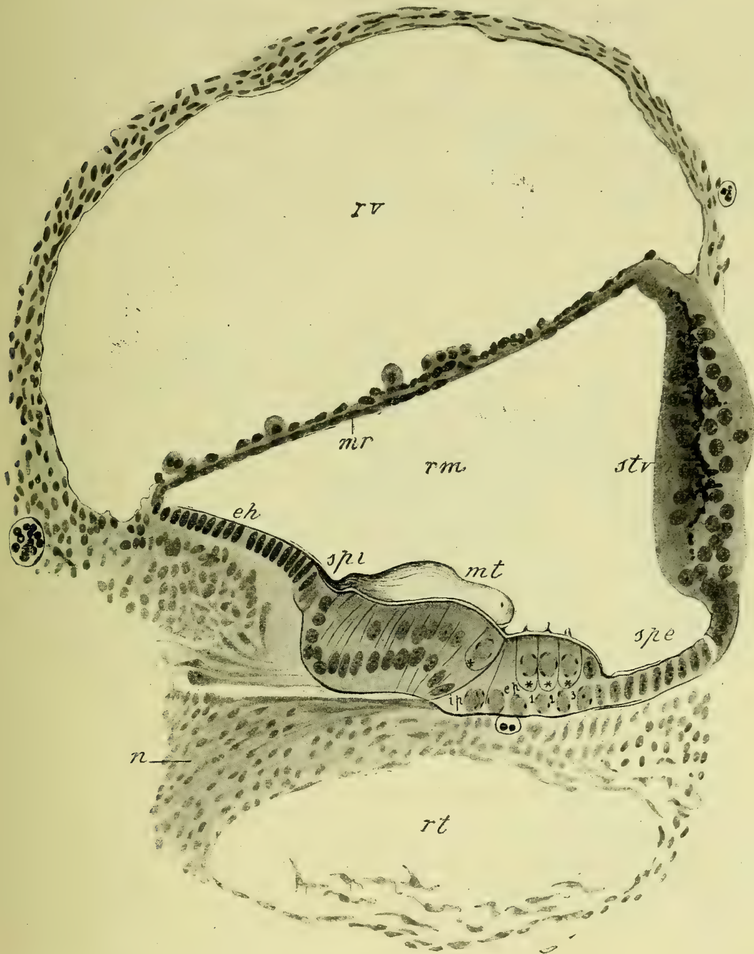


Fig. 299. — *Coupe d'un tour de spire du limaçon chez un fœtus âgé de Cobaye*

rv, *rt*. rampes vestibulaire et tympanique. — *rm*, rampe moyenne ou de Corti. — *mr*, membrane de Reissner. — *stv*, strie vasculaire. — *spe*, sillon spiral externe. — *eh*, épithélium de la protubérance de Huschke. - *mt, membrana tectoria* ou membrane de Corti dépendant de cet épithélium. — *ip, ep*, cellules des piliers interne et externe de Corti, adossées. — *, cellules de Corti, l'une interne par rapport aux piliers, les trois autres externes. — 1, 2, 3, cellules de Deiters correspondant aux cellules de Corti externes. — *n*, nerf spiral à l'état embryonnaire. × 250.

triangulaire, seule limitée par l'épithélium ectodermique et représentant seule le véritable organe auditif. La paroi épithéliale de cette rampe moyenne est différemment différenciée selon les régions, et présente notamment en un certain point un épaisissement notable, qui est l'organe de Corti. Cet organe, tant de fois étudié déjà, par exemple par Böttcher, Retzius, Mayer, renferme essentiellement deux espèces fondamentales de cellules

(fig. 300) : les *cellules auditives* ou pseudo-sensorielles, appelées ici *cellules de Corti*, et les cellules de soutien (*cellules de Deiters* et *piliers*). Les cellules de Corti sont des éléments de forme conique ; ils portent à leur base superficielle une rangée de cils qui s'engagent dans les trous d'une membrane cuticulaire, la « membrane réticulée », où ils sont dans une certaine mesure fixés. Les cellules de soutien sont de deux sortes. Les unes, cellules de Deiters, assez semblables aux éléments analogues de la crête et de la tache acoustiques, ont des relations assez étroites avec les cellules de Corti pour que ces relations aient été longtemps l'objet de discussions ; elles ne leur sont cependant qu'accolées. Les autres cellules de soutien, très différenciées et de forme très particulière, figurent des sortes de piliers qui sont, l'un externe, l'autre interne, dans la situation normale du limaçon, et qui

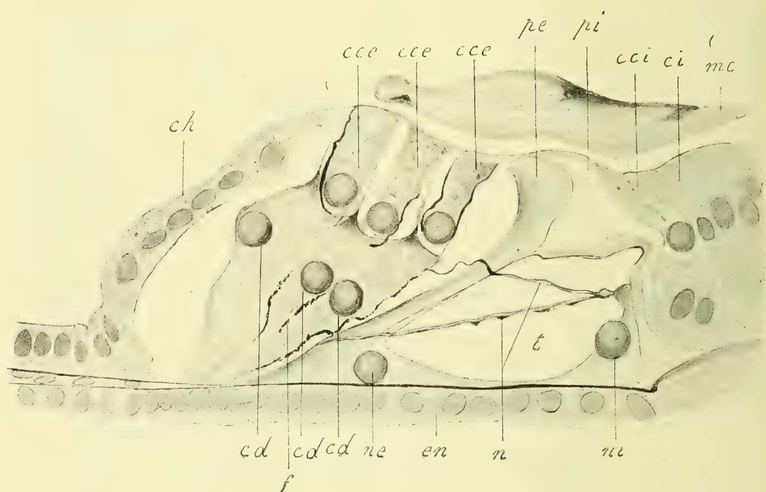


Fig. 300. — *Organe de Corti d'un Cobaye adulte.*

Cellules de Corti ou cellules auditives (*cce*, cellules de Corti externes ; *cci*, cellule de Corti interne). — *cd*, cellules de Deiters ou de soutien. — *pi*, *pe*, piliers interne et externe et *ni*, *ne*, leurs noyaux. — *t*, tunnel de Corti. — *mc*, membrane de Corti ou *membrana tectoria*. — *ch*, cellules de Hensen ou cellules externes de soutien. — *ci*, cellules internes de soutien. — *n*, nerf qui traverse le tunnel de Corti. — *f*, fibrilles nerveuses se rendant aux cellules externes de Corti. — *en*, endothélium de la rampe tympanique du limaçon. — × 370.

en s'arc-boutant l'un contre l'autre, forment la voûte d'un tunnel, dit « tunnel de Corti ». Une membrane cuticulaire épaisse, la « membrane de Corti », sécrétée par des cellules étrangères à l'organe de Corti, vient recouvrir ce dernier et représente fonctionnellement une sorte d'otolithe, de nature cuticulaire.

Enfin et surtout l'organe comprend, comme partie essentielle, les *cellules* sensorielles vraies ou *ganglionnaires*, réunies en un *ganglion*, le « ganglion spiral ou de Rosenthal », qui est logé dans l'épaisseur de la coque osseuse du limaçon et situé sur le parcours du *nerf auditif*. Les prolongements périphériques de ses cellules, après avoir traversé le tunnel de Corti, se mettent en rapport de contact avec les cellules auditives.

VI. Organes photo-récepteurs. Sens de la vue.

A. **Différenciation de la fonction visuelle.** — Il existe, dans les organismes unicellulaires et dans les cellules des êtres pluricellulaires, des substances reconnaissables à leur coloration spéciale, le plus souvent noire, qui, douées en raison de leur coloration d'un pouvoir absorbant très élevé, se distinguent du reste de la matière vivante par leur sensibilité à la lumière et par la facilité avec laquelle elles se modifient chimiquement sous l'action de l'irritant lumineux. On les appelle des *pigments* ou substances pigmentaires. Sensibles à la lumière comme une plaque photographique, les pigments des êtres vivants se distinguent des sels d'argent par la propriété de se régénérer continuellement aux dépens du protoplasma (Vuillemin). Cette propriété est localisée aux pigments ou du moins est exagérée en eux, et aucune autre substance vivante ne présente à un plus haut degré l'impressionnabilité à la lumière et la mutabilité chimique qui en est la conséquence. Aussi peut-on dire que cette propriété des pigments, cette exquise sensibilité lumineuse devient une *fonction chimique* de la cellule, et qu'un amas pigmentaire, tel que la tache pigmentaire, le stigma d'un Euglène, est un organe cellulaire. Les pigments, définis comme substances colorées et éminemment sensibles à la lumière, sont des plus variés : la matière du stigma de l'Euglène en est un; le corps chlorophyllien d'une cellule verte d'une plante en est un autre ; le pigment d'une cellule visuelle d'un œil en est un troisième.

Dans les organismes pluricellulaires, le pigment est produit par des cellules spéciales que nous étudierons plus loin : les cellules pigmentaires, dites aussi chromoblastes, chromatophores, qui sont très répandues dans le tégument de la plupart des animaux. C'est aux changements de forme de ces cellules et aux modifications chimiques du pigment qu'elles contiennent que sont dus les changements de coloration de la peau, si remarquables chez certains animaux, que produisent les divers excitants et en première ligne l'excitant lumineux. La propriété que ces cellules pigmentaires possèdent de réagir vis-à-vis de la lumière, chez certains animaux tels que la Pholade, dépourvus du reste d'yeux véritables, a paru à certains auteurs (R. Dubois, Willem), une véritable fonction lumineuse et trophique du tégument, une *fonction photo-dermatique*, voisine de la fonction visuelle.

Parmi les cellules pigmentaires, il en est qui occupent une place à part. Ce sont celles qui, soit isolées, soit plus souvent groupées en un organe, forment un *organe oculaire*, un *œil*.

Il existe deux grandes catégories physiologiques d'organes oculaires.

Les uns sont des *yeux objectifs*, destinés non à voir, mais à être vus des autres êtres, à leur donner une sensation lumineuse. Ils se composent de cellules absorbantes, renfermant du pigment : telles les taches oculaires des Paons, de beaucoup de Papillons. Les yeux objectifs se perfectionnent par l'acquisition de lentilles concentrant les rayons lumineux; telles seraient, d'après Pouchet, les taches pigmentaires munies de lentilles qui existent chez certains Poissons et qui sont réparties chez *Stomias* le long du corps et de la queue, chez *Scopelus* sur divers points de la tête.

Les autres, les yeux ordinaires, sont des *yeux subjectifs;* ils assurent la sensation lumineuse à l'animal qui les porte. Comme les précédents, ils comprendront une substance pigmentaire, sensible à la lumière, une lentille et d'autres dispositifs encore plus ou moins utiles. Mais ce que, dans un organisme supérieur du moins, ils devront nécessairement présenter, c'est un nerf, capable de les mettre en relation avec le centre nerveux et permettant ainsi la perception lumineuse. C'est à cette condition qu'il y aura un œil subjectif et une *fonction visuelle.* On a pu même dire que cette fonction, n'étant qu'une réaction aux excitants lumineux, n'était pas liée nécessairement à la présence d'yeux, mais supposait seulement l'existence de nerfs excitables par la lumière (Nagel).

Telle est l'origine de la fonction visuelle; elle est née d'une fonction chimique, d'une sensibilité à la lumière, transformée en vision lumineuse.

B. **Différenciation morphologique des organes visuels.** — *a*) *L'œil pigmentaire.* — L'opinion classique veut qu'à l'origine phylogénétique de l'appareil de la vision il existe un œil très rudimentaire, une *tache oculaire.* C'est, chez plusieurs Invertébrés par exemple, un amas de pigment, c'est-à-dire d'une substance chimique mal définie, figurée et colorée, qui est situé sur les centres nerveux ou à l'extrémité des nerfs (Leydig); bref, c'est une *tache pigmentaire.* Il en est ainsi pour les taches oculaires de quelques Vers, les points oculaires des Echinodermes et peut-être aussi la tache impaire placée immédiatement au-dessus du cerveau chez quelques Rotateurs et Crustacés, tels que les Daphnies. La présence des granules de pigment au voisinage des cellules cérébrales rend celles-ci propres à une certaine perception de la lumière, car le pigment est considéré classiquement comme la « substance visuelle » essentielle, capable d'absorber les rayons lumineux et sujette à se modifier chimiquement sous l'action de la lumière, d'où une excitation nerveuse (Landois). De nerfs visuels, il n'est pas besoin ici, puisque la substance visuelle pigmentaire repose sur les cellules nerveuses mêmes.

A un degré plus élevé de perfectionnement, il s'ajoute à la tache pigmentaire un corps réfringent, le cristallin, destiné à concentrer les rayons lumineux. C'est ce qu'on observe dans les yeux pairs des Cyclopides, de beaucoup de Rotifères et de Tardigrades, d'un grand nombre de Vers et même de certains Mollusques, tels que les Dorides. De plus, les cellules chargées de pigment ne sont plus des cellules nerveuses, mais des éléments visuels spéciaux, qu'un nerf met en relation avec le système nerveux central.

Plus haut encore, des dispositifs nouveaux s'ajoutent à ces premiers organes pour perfectionner encore l'appareil visuel, et ainsi se forment les yeux très parfaits des Arthropodes, des Mollusques et des Vertébrés.

Cette évolution, qui reproduit à peu près les idées classiques, a pour point de départ le pigment, la tache pigmentaire. L'œil n'est qu'une tache pigmentaire perfectionnée et compliquée, de même que la fonction visuelle n'était que la fonction chimique transformée. L'œil schématique et primitif ne serait fait, dans cette conception, que d'un peu de pigment et d'un nerf sensible, sans le secours d'aucune cellule sensorielle différenciée.

Plusieurs auteurs, notamment Rawitz, Hesse, Nagel, se sont élevés dans ces derniers temps contre cette conception classique du développement phylogénétique de l'œil. Pour Hesse, le pigment n'est nullement nécessaire aux

organes lumineux, n'est nullement physiognomonique d'un œil. La réaction à la lumière, que le pigment assure, n'est pas, dit Rawitz, une sensation visuelle, pour laquelle il faut autre chose que du pigment, pour laquelle un nerf visuel est indispensable.

b) *La cellule visuelle.* — En présence de ces difficultés, les auteurs précités ont abandonné l'idée de l'ébauche pigmentaire de l'œil. De même qu'il existe à l'origine de tout appareil auditif des cellules auditives, les cellules à otolithes, de même le rudiment de tout appareil visuel doit être représenté par des *cellules visuelles* différenciées. Mais, tout en s'accordant sur l'existence de ces cellules visuelles, on s'est montré plus ou moins exigeant, quant au degré de différenciation qu'il leur fallait avoir pour mériter ce nom, et on est parti d'un point de départ différent pour l'évolution phylogénétique de l'appareil de la vision.

Le sens visuel, dit par exemple Nagel, réside dans la faculté de réagir aux excitants lumineux. N'étant qu'une réaction à ces excitants, la sensibilité dite visuelle n'est pas liée nécessairement à la présence d'yeux, mais suppose seulement l'existence de nerfs excitables par la lumière. Les cellules qui abritent les terminaisons de ces nerfs ne sont pas non plus nécessairement différenciées : telles les cellules visuelles qu'on trouve dans le bord du manteau et dans les siphons des Mollusques Lamellibranches, dans la peau des Escargots, de certains Vers, de l'Amphioxus. Ce sont des cellules semblables aux cellules cylindriques ordinaires de la peau, mais ce sont des cellules sensorielles, car elles sont en rapport avec des fibres nerveuses; et ce sont des cellules sensorielles de l'espèce visuelle, en relation par conséquent avec des nerfs excitables par la lumière. On sait que si l'on coupe les pédoncules oculaires d'un Escargot, si donc on rend l'animal aveugle, il demeure néanmoins sensible à la lumière ; cette sensibilité doit être attribuée aux cellules précitées. Aucune particularité histologique ne distingue ces cellules visuelles très simples, par exemple elles ne sont jamais pigmentées. L'apparition du pigment est le premier indice d'un œil véritable. De plus, quand des régions de la peau deviennent plus sensibles que d'autres à la lumière, elles s'enfoncent souvent en formant des fossettes au fond desquelles se trouvent les cellules sensorielles, dont les fibres nerveuses afférentes sont réunies en un nerf compact ; au-devant des cellules sensorielles une lentille se différencie, le cristallin, capable de réfracter fortement les rayons lumineux. On obtient alors un organe visuel, un œil, encore très simple, mais déjà complet, qui ne pourra plus ensuite que se perfectionner par l'adjonction de diverses parties, telles qu'un corps vitré, une cornée, etc.

Le point de départ pour Hesse est différent. C'est une cellule visuelle, déjà différenciée. Cette cellule ou bien loge une enclave particulière, le « corps interne », ou bien porte un appendice spécial, le « bâtonnet ». De là deux grandes catégories de cellules visuelles.

Les *cellules visuelles à corps interne* (cellules de Hesse) (fig. 301) sont par exemple répandues en grand nombre dans le tégument du Lombric. Ces cellules peuvent se déplacer profondément, ainsi que cela arrive à d'autres cellules sensorielles ; leur déplacement, sans nuire à leur fonctionnement, comme ce serait le cas pour des cellules à sens chimique, telles que les cellules gustatives et olfactives, a l'avantage de leur éviter les injures exté-

rieures. Chez les Sangsues, on retrouve ces éléments à corps interne, qui ne sont autres que les « grandes cellules claires » de Leydig, décrites par plusieurs auteurs. Elles sont caractérisées par l'existence d'une grande vacuole, dans laquelle proéminent une ou plusieurs protubérances du corps cellulaire ; la cavité, remplie d'un liquide coagulable, est limitée par une bordure ciliée (voir p. 171 et fig. 176); tout cela fait ressembler fortement ces cellules visuelles à des éléments glandulaires (fig. 303).

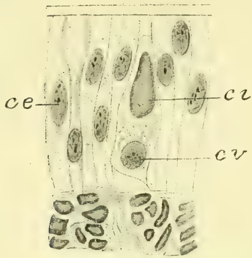


Fig. 301. — *Cellules visuelles à corps interne chez un Lombric.*

ce, cellules épithéliales ordinaires. — *cv*, cellule visuelle. — *ci*, son corps interne. D'après Hesse.

Les *cellules à bâtonnet* représentent une forme bien plus parfaite de l'élément visuel ; ce sont elles en effet qui constituent les éléments essentiels des yeux très hautement différenciés des Arthropodes, des Mollusques et des Vertébrés. Le bâtonnet qui les surmonte peut être considéré, théoriquement au moins, comme une formation cuticulaire ou comme un faisceau de cils agglutinés et modifiés. La cellule visuelle à bâtonnet des Vertébrés en donne une bonne idée (figure 302).

C. **Les organes visuels, les yeux.** — *a*) *Les deux types principaux d'organes visuels.* — Les organes visuels sont essentiellement des agrégats de cellules visuelles, cellules sensorielles que des nerfs visuels mettent en relation avec les centres nerveux. Différents dispositifs viennent secondairement les compliquer et les perfectionner. On peut, selon la nature des cellules visuelles qui les constituent, distinguer *deux grands groupes d'organes oculaires.*

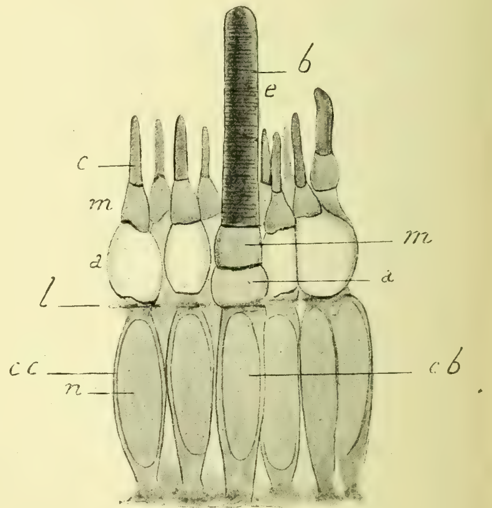


Fig. 302. — *Cellules visuelles à bâtonnet (cônes et bâtonnets) chez* Triton cristatus Laur.

Ces cellules sont de deux sortes : dans les unes, le bâtonnet a la forme que rappelle son nom (cellules de bâtonnet *cb*) ; dans les autres, il a la forme d'un cône (cellules de cône *cc*). — *b*, bâtonnets. — *c*, cônes. — Un bâtonnet se compose de deux segments externe *e* et interne ; celui-ci comprend lui-même un corps moyen *m* et un corps accessoire *a*. De même un cône est formé de deux segments externe *e* et interne. — *n*, noyaux des cellules visuelles. — *l*, « membrane limitante », au-dessus de laquelle s'élèvent les prolongements (cônes et bâtonnets) des cellules visuelles. × 500.

Ce sont d'abord ceux dont les *cellules visuelles* sont *pourvues d'un corps interne* ; ces organes n'arrivent jamais à une grande complication anatomique. Ceux des Sangsues (fig. 303) sont parmi les mieux différenciés. Ce sont de petits corps noirs, situés à l'extrémité antérieure de l'animal, et en nombre variable. Ils doivent leur coloration à ce qu'ils sont entourés d'une cupule pigmentaire, ouverte du côté de l'extérieur. Cette cupule con-

tient un amas de cellules à corps interne (« grandes cellules claires » des auteurs), creusées d'une vacuole que tapisse une bordure ciliée ; les cellules sont d'autant plus jeunes et plus petites qu'elles sont plus voisines du fond de l'œil ; elles émigrent incessamment, à mesure qu'elles grandissent et qu'elles vieillissent, vers l'ouverture de la cupule pigmentaire. Cet œil de la Sangsue reçoit un nerf visuel qui se ramifie au niveau ou dans l'intérieur des cellules visuelles.

Les yeux dont les *cellules visuelles* sont *munies de bâtonnets* forment une série beaucoup plus importante que les précédents, car elle conduit aux organes oculaires si parfaits des Arthropodes, des Mollusques et des Vertébrés.

Avant de décrire les yeux qui sont au sommet de cette série oculaire, il est bon de prendre connaissance d'organes visuels dont les cellules sensorielles pourraient jusqu'à un certain point passer pour la forme primitive des cellules à bâtonnet. Tels sont, d'après les recherches de HESSE et de JÆNINCHEN, les yeux des Platodes. Dans ceux-ci, les cellules sensorielles, quoique assez différentes selon les espèces, portent toujours des appendices caractéristiques ; tantôt l'extrémité libre de la cellule est élargie en une massue visuelle hérissée de pointes ; tantôt elle s'étire en un bâtonnet visuel. L'extrémité opposée s'effile en une fibre nerveuse qui se met en rapport avec les centres nerveux. Les extrémités en massue ou en bâtonnet s'enfoncent dans une cupule de cellules pigmentaires qui diaphragme les rayons lumineux.



FIG. 303. — *Œil de la Sangsue médicinale* (Hirudo medicinalis L. *pi*, cupule pigmentaire. — *p*, *m*, *s*, cellules visuelles profondes, moyennes et superficielles. × 50.

On peut distinguer *trois types principaux dans les yeux parfaits* des Arthropodes, des Mollusques et des Vertébrés.

b) *Œil simple des Arthropodes.* — L'*œil simple* ou *stemma* de beaucoup d'Arthropodes représente le premier type. Sous sa forme la plus primitive, que nous offre par exemple l'œil de la larve de Dytique ou de Hanneton, il se montre formé par une dépression de l'ectoderme dont il est une dépendance directe (fig. 304). Les cellules les plus profondes de la dépression visuelle sont les cellules visuelles mêmes, dont l'ensemble forme la mem-

brane sensible, « la rétine » ; chacune d'elles porte à son extrémité libre un court bâtonnet ; par leur extrémité profonde, ces « cellules visuelles » ou « rétiniennes » sont en connexion avec le nerf de la vision ou « nerf optique ». Les cellules des bords de la fossette visuelle sont pourvues de pigment, et leur partie superficielle s'éclaircit de façon à constituer une masse peu dense et transparente, appelée le « corps vitré » ; elles se continuent insensiblement avec les cellules de l'ectoderme. La cuticule qui revêt ces dernières se modifie, s'épaissit et devient translucide au niveau du milieu de la fossette, pour former une lentille transparente, le « cristallin » pour les uns, la « cornée » pour les autres.

On ne saurait trouver un prototype plus schématique des yeux qui nous restent à étudier et particulièrement de ceux des Arthropodes que l'œil de la larve de Dytique ; toutes les parties constitutives d'un organe oculaire complet sont indiquées, réduites à leur rudiment essentiel et montrant encore leur origine. A ce prototype oculaire on peut rattacher les *yeux simples* des Araignées, des Crustacés, des Mollusques, et les *ocelles* ou *stemma* des Insectes.

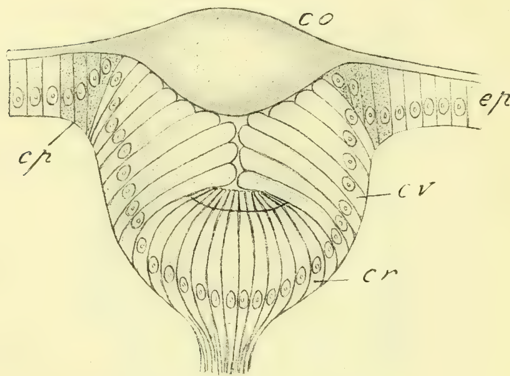


FIG. 304. — *Œil de la larve du Hanneton* (Melolontha vulgaris FABR.)

ep, ectoderme ou épiderme (hypoderme des auteurs). — *co*, production cuticulaire résultant d'un épaississement et d'une modification de la cuticule qui revêt les cellules ectodermiques ; c'est soit la cornée, soit le cristallin. — *cp*, cellules pigmentaires. — *cv*, cellules du corps vitré. — *cr*, cellules rétiniennes ou visuelles. D'après CLAUS, imité de GRENACHER.

Voici par exemple (fig. 305) les yeux du *Phalangium opilio* (l'Arachnide vulgairement connu sous le nom de Faucheur), comme exemple d'œil simple. Le *Phalangium* a deux yeux placés latéralement, chacun sur une éminence pointue du céphalothorax. Chacun se compose des parties suivantes : 1° Une membrane sensible, la « rétine », formée par une seule couche d'éléments sensoriels, les cellules visuelles ou rétiniennes, dont les noyaux *nr* sont situés à différentes hauteurs ; chaque cellule porte un appendice en forme d'ellipsoïde très allongé et finement strié, le « bâtonnet rétinien » *br* ; la partie de la cellule rétinienne voisine du bâtonnet supporte le « pigment rétinien » *pr*. La cellule rétinienne est donc pourvue des deux attributs les plus essentiels d'un élément visuel, le bâtonnet et le pigment ; elle pourrait donc se suffire à elle-même dans l'exercice de la fonction visuelle, et les parties qui sont à décrire ensuite ne sont plus que des organes de perfectionnement. 2° Le « corps vitré » *cv*, qui s'est formé aux dépens des cellules ectodermiques du revêtement cutané ou hypoderme *hy* ; il est composé de hautes cellules, dont toute la partie externe est très réfringente, tandis que la partie interne loge le noyau ; les parties externes des cellules

forment dans leur ensemble le corps vitré ; à la face profonde de celui-ci, les noyaux cellulaires juxtaposés deviennent une couche nucléaire continue et régulière *ncv*. 3° Le « cristallin » *cr*, très bombé, dont la face externe appartient à une sphère de plus petit rayon de courbure que la face interne, est absolument superficiel et fait suite au revêtement cutané tapissé par la cuticule *cu*. 4° Enfin, à la face profonde de l'œil se trouve le « ganglion optique » ou « rétinien » *gr*, dont les éléments sont en connexion d'une part avec la rétine, d'autre part avec le cerveau par l'intermédiaire du « nerf optique » *no*.

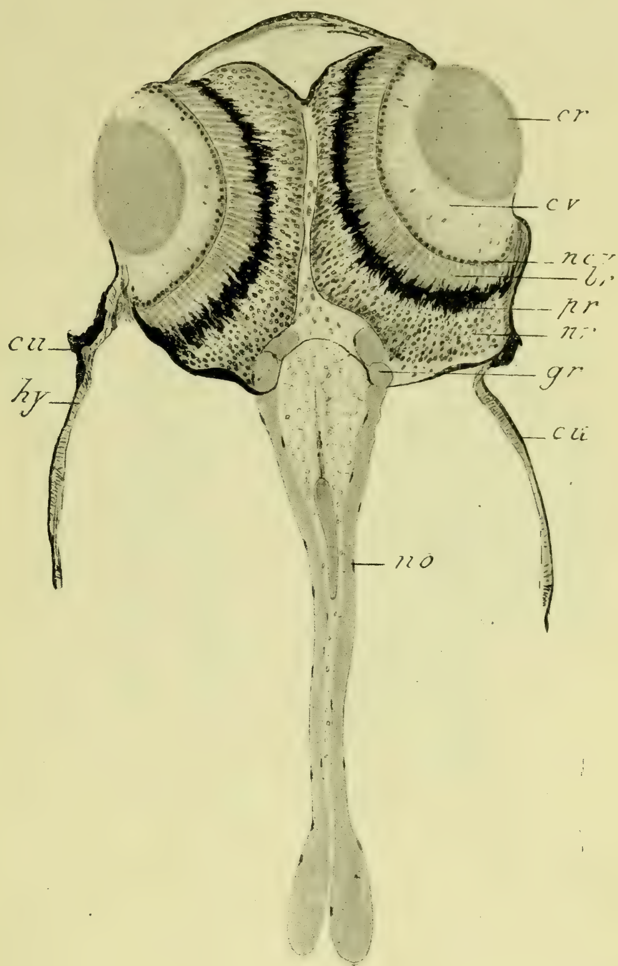


Fig. 305. — *Les deux yeux du* Phalangium opilio L.

nr, noyaux des cellules rétiniennes. — *pr*, pigment rétinien. — *br*, bâtonnets rétiniens. — *gr*, ganglion rétinien. — *no*, nerf optique. — *ncv*, noyaux du corps vitré. — *cv*, corps vitré. — *cr*, cristallin. — *hy*, hypoderme. — *cu*, cuticule. × 100.

c) *Œil composé ou à facettes des Arthropodes.* — L'*œil composé* ou à *facettes* des Insectes et des Arthropodes en général représente un second type d'organe oculaire. C'est un œil composé, car il est formé par la réunion d'un plus ou moins grand nombre d'yeux simples ou élémentaires. Chacun des yeux simples apparaît vu du dehors sous l'aspect d'une facette distincte, d'où autant de facettes qu'il y a d'yeux simples (« œil à facettes »). Les parties molles de l'œil sont revêtues extérieurement par la cornée qui n'est autre qu'une portion différenciée de la cuticule générale ; c'est cette cornée, qui, subdivisée en autant de facettes qu'elle recouvre d'yeux simples, donne à l'œil à facettes l'aspect qui lui a valu son nom. En dedans, une membrane limite la face profonde de l'œil. C'est entre la cuticule cornéenne et cette membrane que s'étendent les yeux simples, comme autant de rayons cellulaires, divergeant en dehors. Chacun de

ces rayons, avec la facette cornéenne correspondante, représente un œil simple (fig. 306).

Chaque rayon peut être partagé en deux parties : l'antérieure, voisine de la cornée, est la plus courte, c'est aussi la moins importante. Chacune des deux parties se compose de plusieurs cellules ou dérivés cellulaires qui se groupent symétriquement autour de l'axe du rayon. Ces deux parties ont reçu respectivement les noms de « cône cristallinien » et de « baguette nerveuse ou visuelle » (Leydig, Max Schultze). Physiologiquement, la première représente un appareil dioptrique, la seconde un appareil percepteur; on peut y ajouter un troisième appareil, également constant, mais plus variable dans sa constitution, l'appareil pigmentaire.

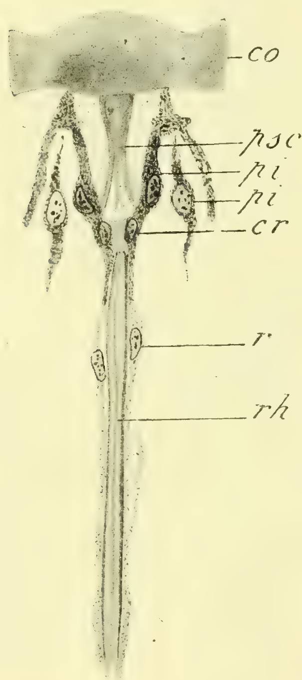


Fig. 306. — *Œil simple d'une Mouche, la* Sarcophaga carnaria L.

co, cuticule cornéenne formant facette. — *cr*, deux cellules cristalliniennes à demi cachées par les cellules pigmentaires *pi*. — *psc*, pseudocône produit par les cellules cristalliniennes. —*r*, cellules de la rétinula avec leurs bâtonnets formant ensemble le rhabdome *rh*. × 300.

La partie dioptrique de l'œil se compose essentiellement et typiquement de plusieurs cellules, habituellement quatre, qui sont les « cellules cristalliniennes » (fig. 306, *cr*). Suivant les cas, ou bien ces cellules demeurent sans modifications, ou bien elles différencient chacune dans son intérieur un corps qui, en se confondant avec ses congénères, produit le « cône cristallinien » (cristallin), ou bien une masse molle, le « pseudocône », qui sans doute en tient physiologiquement lieu ; de là on peut distinguer, avec Grenacher, des yeux « acônes, eucônes, pseudocônes ». Le cône cristallinien, le vrai cristallin autrement dit, n'est donc pas dans l'œil composé des Insectes une formation constante ; ce n'est en tout cas qu'un dérivé cellulaire qu'on ne trouve que dans l'œil complètement développé.

L'appareil percepteur ou baguette visuelle consiste en plusieurs cellules (fig. 306, *r*) typiquement au nombre de sept, qui, rangées côte à côte ou même soudées en partie, forment ensemble la *retinula* de Grenacher. Chaque cellule produit un corps transparent, « le bâtonnet », analogue à celui des yeux simples, qui forme d'ordinaire une côte saillante le long de la face axiale de la cellule ; par la juxtaposition des bâtonnets est constituée la baguette nerveuse proprement dite (*rhabdome* de Grenacher) (*rh*). C'est dans les cellules perceptrices de la rétinule que se terminent les fibres des nerfs optiques.

Quant à l'appareil pigmentaire, il est passablement variable. Le pigment peut être contenu (fig. 306) : dans les cellules de la rétinule, dans des cellules pigmentaires annexées aux cellules cristalliniennes (cellules pigmentaires principales) (*pi*) ; dans des cellules pigmentaires plus accessoires et plus inconstantes (*pi*).

De nombreuses recherches ont établi la structure des yeux simples et composés d'Arthropodes, qui vient d'être décrite; celles de Grenacher, qui a fait une étude comparative très étendue de ces organes, sont les plus importantes.

d). Œil des Mollusques et des Vertébrés. — Œil des Mollusques. — L'œil des Mollusques supérieurs (Gastropodes, Céphalopodes) et celui des Vertébrés forment un troisième type, le plus riche en perfectionnements accessoires. Chez les Mollusques, les yeux sont tantôt céphaliques, au nombre d'une paire, situés sur les tentacules ou à leur base, tantôt palléaux, situés en grand nombre sur la surface ou sur les bords du manteau (*Chiton*, Lamellibranches, *Oncidium*). L'œil de la Patelle ou du Nautile est le plus simple de tous (fig. 307); c'est une invagination du tégument, une fossette encore ouverte, tapissée par des cellules de deux sortes, les unes pigmentaires ou rétinules, les autres visuelles pourvues de bâtonnets, dites « rétinophores ». Chez d'autres espèces (*Trochus*), il apparaît un cristallin. Chez la plupart des Gastropodes et chez les Céphalopodes, l'œil n'est plus une fossette ouverte, mais une vésicule close, de constitution très variable. Tantôt en effet il existe, tantôt au contraire il manque un cristallin. Tantôt la rétine est superficielle (œil palléal de *Pecten*) ; tantôt elle est profondément située, soit que les bâtonnets rétiniens soient tournés vers l'intérieur de l'œil, c'est-à-dire vers le dehors (Céphalopodes), soit qu'au contraire ils regardent l'extérieur de l'œil, c'est-à-dire le corps de l'animal (yeux palléaux d'*Oncidium*). Dans ce dernier cas, qui est aussi celui des Vertébrés, le nerf optique traverse l'œil et vient s'étaler à la face interne de la rétine. C'est l'œil des Céphalopodes, qui, grâce à l'adjonction de parties accessoires, réalise le type le plus parfait. La rétine occupe le fond de la cavité oculaire ; ses bâtonnets sont tournés vers l'intérieur de l'œil, vers la lumière ; elle est formée d'une seule

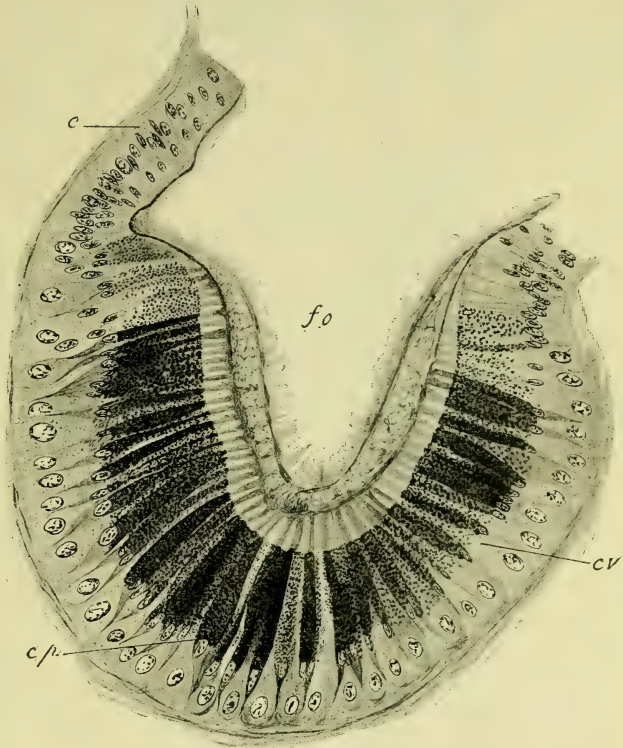


Fig. 307. — *Œil de la Patelle* (Patella vulgata L.)
e, épithélium de revêtement du corps. — *fo*, fossette oculaire. — *cp*, cellules pigmentaires. — *cv*, cellules visuelles. × 370.

couche de cellules pigmentées recouvertes de leurs rhabdomes ou bâtonnets, dont chacun est formé des prolongements de quatre cellules rétiniennes au moins. Le cristallin, de nature cuticulaire, est divisé en deux parties, formé qu'il est par les deux faces, superficielle et profonde, de la cornée; de ces deux segments, l'intérieur est de beaucoup le plus volumineux et remplit presque totalement la chambre postérieure de l'œil, qu'achève de combler un corps vitré peu consistant. La cornée est située entre les deux segments du cristallin. Par-dessus elle, s'étend un repli contractile, l'iris, puis une fausse cornée, qui enferme la chambre antérieure de l'œil, et dont les bords tantôt se rejoignent, tantôt laissent entre eux une ouverture; enfin des paupières rudimentaires complètent l'appareil oculaire. La rétine repose d'autre part sur un volumineux ganglion optique, qu'on doit considérer comme étant déjà une partie des centres nerveux, et que le nerf optique met en relation avec le cerveau.

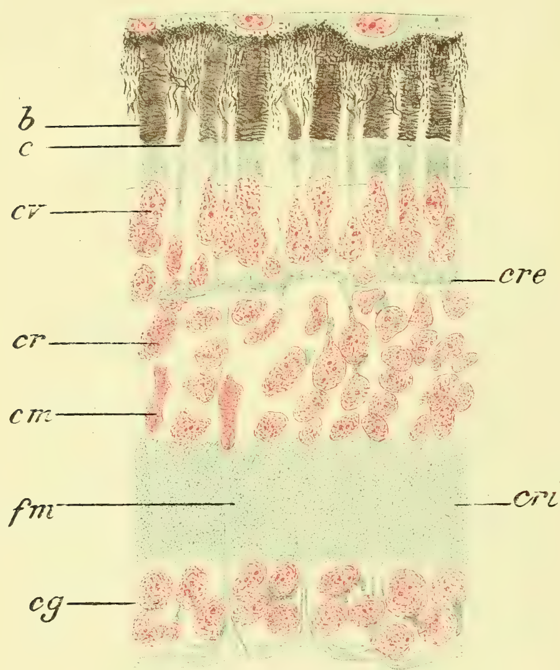


Fig. 308. — *Coupe de la rétine chez un têtard de Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.).

cv, cellules visuelles (grains externes). — *cr*, cellules rétiniennes (grains internes). — *cg*, cellules ganglionnaires. — *cre*, couche réticulaire externe ou sous-épithéliale. — *cri*, couche réticulaire interne ou neurosponge. — *cm*, *fm*, cellule et fibre de Müller. — *b*, bâtonnets. — *c*, cônes. — La couche cellulaire située à la face externe (ici supérieure) de la rétine est l'épithélium rétinien, avec ses prolongements pigmentés coiffant les cônes et les bâtonnets.

Œil des Vertébrés. — Par leur complication anatomique, les yeux des Vertébrés sont analogues à ceux des Céphalopodes et se composent d'une *rétine*, de *membranes* ou *milieux transparents* (le *cristallin*, la *cornée*, le *corps vitré*), *d'enveloppes* telles que la *choroïde* avec *l'iris* et la *sclérotique*, et de *parties plus accessoires*, comme les *paupières*. Il ne sera question ici que de la partie strictement sensorielle de l'œil, c'est-à-dire de la rétine.

La rétine des Vertébrés a une structure compliquée, à tel point qu'autrefois on n'y décrivait pas moins de dix couches successives (Hannover, H. et W. Müller, M. Schultze). Quand on examine une coupe de rétine, telle que celle d'une Salamandre, traitée par les méthodes histologiques ordinaires, on y reconnaît tout d'abord (fig. 308) les *cellules visuelles*, caractérisées par la présence de leurs *prolongements sensoriels en forme de bâtonnets*, cellules

que l'on peut isoler et dont les dissociations permettent de mieux apprécier la forme générale. On distingue sur une coupe de la rétine trois couches différentes de noyaux qui, à un faible grossissement, apparaissent comme des grains ; on nomme successivement la couche des « grains externes », la couche des « grains internes », la couche des « cellules ganglionnaires ». Ces strates de noyaux sont séparées par deux zones d'aspect tout à fait différent, finement grenu avec un objectif faible, devenant réticulaire et spongieux à un fort grossissement ; ce sont les « couches réticulaires », qu'on distingue en « couche réticulaire interne » ou « neurosponge » et « couche réticulaire externe » ou « sous-épithéliale », la première beaucoup plus épaisse que l'autre. Ainsi trois couches de noyaux séparées par des strates finement granuleuses composent la rétine, que surmontent du côté extérieur la rangée des bâtonnets visuels. On reconnaît facilement, notamment à l'aide de dissociations, que les noyaux ou grains externes ne sont autres que ceux des cellules visuelles. Sur une rétine dissociée, on obtient en effet aisément la cellule visuelle complète, que l'on peut aussi délimiter sur des coupes. On voit alors qu'elle se compose des parties suivantes : le corps cellulaire, plus ou moins étiré inférieurement, le noyau, et l'appendice en forme de bâtonnet (fig. 309). Le corps cellulaire nucléé est séparé de son appendice ou bâtonnet par une membrane, dite « membrane limitante externe », en dehors de laquelle se trouvent tous les bâtonnets, en dedans de laquelle sont situés les grains externes. Il y a d'ailleurs à distinguer deux sortes de cellules visuelles, selon la forme de leur bâtonnet sensoriel et d'après quelques autres particularités constitutives.

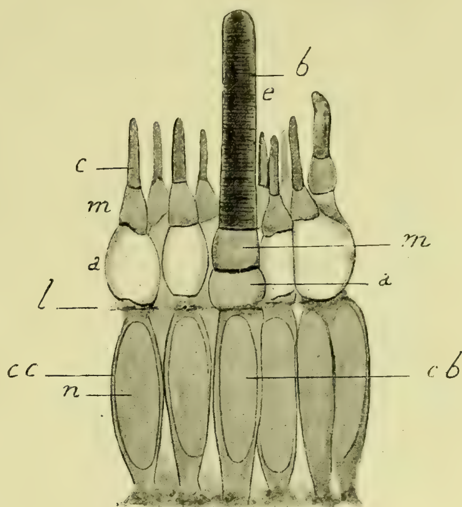


Fig. 309. — *Cellules visuelles à bâtonnet* (*cônes et bâtonnets*) *chez* Triton cristatus Laur.

Ces cellules sont de deux sortes : dans les unes, le bâtonnet a la forme que rappelle son nom (cellules de bâtonnet *cb*) ; dans les autres, il a la forme d'un cône (cellules de cône *cc*). — *b*, bâtonnets. — *c*, cônes. — Un bâtonnet se compose de deux segments externe *e* et interne ; celui-ci comprend lui-même un corps moyen *m* et un corps accessoire *a*. De même un cône est formé de deux segments externe *e* et interne. — *n*, noyaux des cellules visuelles. — *l*, membrane limitante, au-dessus de laquelle s'élèvent les prolongements (cônes et bâtonnets) des cellules visuelles. × 500.

Les unes (fig. 309, *cb*) sont les *cellules de bâtonnet*, les autres les *cellules de cône* (*cc*).

Les premières portent des bâtonnets cylindriques, allongés, de 60 μ de longueur et de 2 μ d'épaisseur chez l'Homme, plus gros chez les Batraciens. Le *bâtonnet* consiste en un article externe homogène et un article interne finement granuleux. L'« article externe », cylindrique, très grêle chez les Mammifères, strié en long, paraît être formé de disques superposés et subit en effet fréquemment une segmentation discoïdale ; il est co-

lorable par l'acide osmique. C'est lui qui est le siège exclusif du « pourpre rétinien » ou « érythropsine », pigment rouge particulier, qu'on trouve aussi dans les bâtonnets des Arthropodes et des Céphalopodes, substance éminemment sensible à l'excitant lumineux, qui disparaît à la lumière pour se régénérer très rapidement à l'obscurité (KÜHNE, BOLL). L' « article interne », ou « ellipsoïde », a la forme qu'indique son nom, et une structure filamenteuse qui lui a aussi valu le nom d'appareil filamenteux. Le bâtonnet est porté par un corps cellulaire nucléé épais chez les Batraciens, très mince chez les Mammifères, où il a la forme d'un filament offrant un renflement qui loge le noyau, et qui est le « grain de bâtonnet ». Du corps cellulaire part un prolongement profond, tantôt très court, tantôt très effilé en une fibre grêle, dite « fibre de bâtonnet » ; ce prolongement, dans le second cas, se termine par un petit épaississement piriforme.

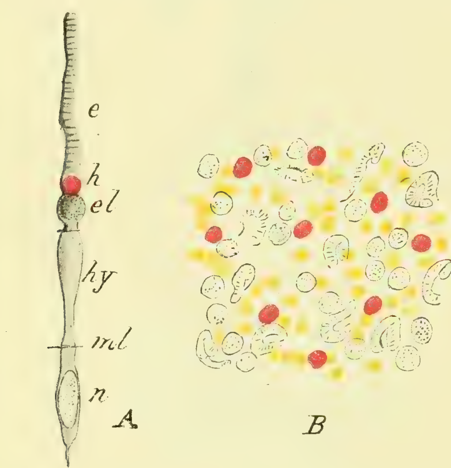


FIG. 310. — *Cellules visuelles de cônes dans la rétine de la Poule.*

A, cellule complète (cône en forme de bâtonnet, W. KRAUSE) vue de profil, montrant la complication très grande de sa constitution. Elle comprend de dedans en dehors : *n*. le noyau avec le corps protoplasmique de la cellule ; l'article interne séparé du corps de la cellule par la membrane limitante externe et comprenant principalement l'hyperboloïde *hy*, l'ellipsoïde *el*, la boule huileuse *h* ; l'article externe *e*, strié en travers. — B, lambeau de la rétine vu de face ; on voit, projetés sur un même plan, les articles externes, les boules huileuses et les ellipsoïdes. Sur le frais. × 500.

Les cellules de cône sont munies d'appendices sensoriels en forme de *cônes*, un peu plus courts que les bâtonnets. Comme ceux-ci, les cônes consistent en un article externe et un article interne. L' « article externe », de forme conique, offre essentiellement les mêmes caractères que l'article externe de bâtonnet, et, comme ce dernier, est homogène et se colore en noir par l'acide osmique. L' « article interne », qui contient aussi un appareil filamenteux, est aussi de forme ellipsoïde, ou peut se décomposer en deux corps superposés, l'ellipsoïde et le paraboloïde. Entre l'article interne et l'article externe, se trouvent chez les Oiseaux et les Reptiles des boules huileuses, très diversement colorées, en vert, rouge, etc. (fig. 310). Le cône est supporté par un corps cellulaire en général plus épais que celui du bâtonnet, contenant un « noyau » ou « grain de cône ». Du corps cellulaire part la « fibre de cône », plus courte et plus épaisse que la fibre de bâtonnet, et qui se termine par une extrémité épaissie. Les cellules de cône sont en général plus rares dans la rétine que les cellules de bâtonnet. La proportion relative des cônes et des bâtonnets varie selon les espèces animales en raison de la nature et de l'acuité de la fonction visuelle ; c'est ainsi que la rétine des Oiseaux nocturnes est très pauvre en cônes, tandis qu'il n'y a pas de bâtonnets chez les Oiseaux diurnes (MAX SCHULTZE). Il y a toujours, dans les rétines pourvues des deux sortes de cellules visuelles, au moins trois ou quatre bâtonnets et souvent bien davantage entre deux cônes ; et dans l'endroit le plus sensible de la

rétine, au niveau de la « tache jaune » (*macula lutea*), les bâtonnets ont fait place aux cônes, qui subsistent seuls.

Quant aux autres couches de la rétine, il est difficile, sur des préparations ordinaires, de découvrir les caractères des éléments qui les constituent. On pourra seulement reconnaître que les grains internes sont les noyaux de cellules rétiniennes, de forme générale bipolaire, et que la couche des cellules ganglionnaires est formée de grosses cellules multipolaires. Quant aux couches réticulaires, il est impossible, sur ces préparations, de se faire une idée de leur nature réelle.

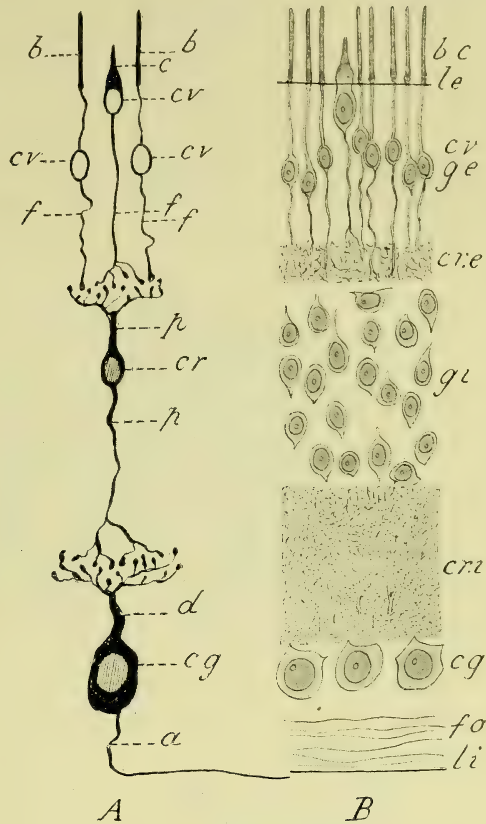


Fig. 311. — *Schéma de la rétine.*

A, d'après le procédé chromo-argentique ou la méthode du bleu de méthylène. — *cv*, 1er neurone ou cellule visuelle : *b*, *b*, bâtonnets ; *c*, cône ; *f*, *f*, *f*, fibre de bâtonnet ou de cône. — *cr*, 2e neurone ou cellule rétinienne ; *p*, *p*, ses deux prolongements externe et interne. — *cg*, 3e neurone ou cellule ganglionnaire optique ; *d*, dendrites naissant d'un tronc commun ; *a*. axone devenant fibre nerveuse du nerf optique. — B, d'après les procédés ordinaires (correspondance des couches de la rétine avec les neurones). Couches successives : *bc*, couche des cônes et bâtonnets. — *le*, membrane limitante externe. — *cv*, *ge*, couche des cellules visuelles (grains externes). — *cre*, couche réticulaire externe ou sous-épithéliale. — *gi*, grains internes. — *cri*, couche réticulaire interne ou neurosponge. — *cg*, couche ganglionnaire ou optique. — *fo*, couche des fibres du nerf optique. — *li*, membrane limitante interne.

L'emploi du procédé chromo-argentique et de la méthode au bleu de méthylène a au contraire permis à Tartuferi, Cajal, Dogiel, de fixer la forme exacte des divers éléments constituants de la rétine, de débrouiller l'agencement des couches de cette membrane, en précisant les rapports de ses diverses cellules constitutives. On a pu ainsi établir un *schéma de la rétine* qui est fort simple. Il réduit en effet à *trois* le nombre des *couches successives* dont elle se compose. Ces trois couches correspondent à *trois étages de cellules superposées*, qui se succèdent en direction radiaire. Chacune des cellules apparaît comme un neurone, c'est-à-dire comme une cellule indépendante, qui n'a que des rapports de contiguïté avec les cellules voisines (fig. 311). Le premier de ces neurones, en partant de l'extérieur, est le neurone visuel, formé par la *cellule visuelle* avec son appendice sensoriel ; chacun de ces neurones se compose d'un corps cellulaire nucléé (grain de cône ou de bâtonnet) et de deux prolongements, l'un externe, qui est le bâtonnet ou le cône, l'autre

interne, qui est la fibre du bâtonnet ou du cône. Le deuxième neurone, appelé *cellule rétinienne*, est représenté par la cellule bipolaire, composée, comme son nom l'indique, d'un corps cellulaire nucléé et de deux prolongements, en forme de fibres nerveuses, l'un externe, qui se met en rapport avec la fibre de cône ou de bâtonnet, l'autre interne, qui entre en relation avec les prolongements du troisième neurone. Celui-ci, ou *cellule ganglionnaire optique*, est un élément multipolaire, qui a tous les caractères d'une cellule nerveuse ordinaire ; il est formé d'un corps cellulaire volumineux ; de nombreux dendrites ou prolongements protoplasmatiques très ramifiés et ascendants, qui montent vers le deuxième neurone avec le prolongement profond duquel ils se mettent en rapport ; d'un prolongement unique, profond et descendant, semblable à une fibre nerveuse, qui va former en effet l'une des fibres constitutives du *nerf optique*.

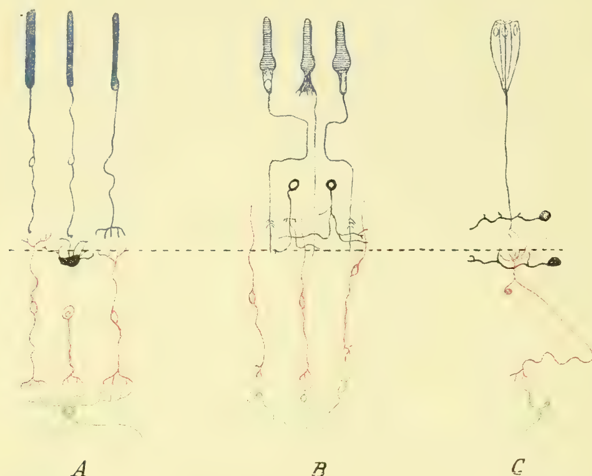


FIG. 312. — *Schémas de la rétine et des ganglions optiques chez les Vertébrés, les Céphalopodes et les Décapodes.*

A, Vertébrés. B, Céphalopodes. C, Décapodes. En bleu, en rouge et en vert les trois neurones successifs, en bleu le neurone visuel, en noir les cellules surajoutées ou horizontales. La ligne pointillée marque la limite réelle, histologique, de la rétine et du ganglion optique. En A (Vertébrés) la rétine est formée anatomiquement de ce qui est au dessus et au-dessous de cette ligne ; en B et C (Céphalopodes et Décapodes), la rétine n'est formée que du seul neurone visuel ; les deux neurones cérébraux font partie des ganglions optiques. D'après RADL.

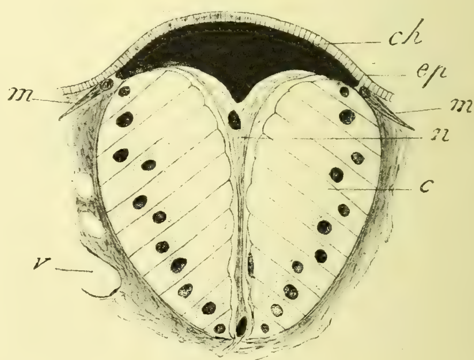


FIG. 313. — *Œil thermoscopique d'un Céphalopode* (Chiroteuthis D'ORB.).

ep, épiderme. — *ch*, grand chromatophore lenticulaire. — *n*, fibre nerveuse. — *c*, grandes cellules transparentes. — *m*, fibres musculaires radiées. — *v*, vaisseau Demi-schématique. D'après JOUBIN. × 150.

C'est à l'intrication des prolongements de ces trois neurones que les couches réticulaires de la rétine doivent leur origine. Ces prolongements en effet, en général très ramifiés en tous sens et, par suite, mille et mille fois sectionnés sur les coupes, y donnent l'aspect d'un fin réticulum ou même d'une substance grenue (fig. 311).

La couche réticulaire externe résulte ainsi du plexus formé par

les fibres de cône et de bâtonnet d'une part, et par les prolongements ascendants des cellules rétiennes d'autre part. La couche réticulaire interne ou « neurosponge » est due à l'enchevêtrement inextricable des prolongements descendants des cellules rétiniennes avec les prolongements ascendants et protoplasmatiques des cellules ganglionnaires optiques.

La rétine des Vertébrés, comme celle de tous les autres animaux, est une formation d'origine ectodermique. Mais chez les Vertébrés, elle ne provient pas directement de l'ectoderme; c'est un dérivé du cerveau, de la paroi cérébrale de l'embryon tout entière. C'est pourquoi la rétine, telle que nous l'avons décrite, se compose non pas seulement d'une couche de cellules, mais de trois couches superposées, c'est pourquoi sur un même rayon de

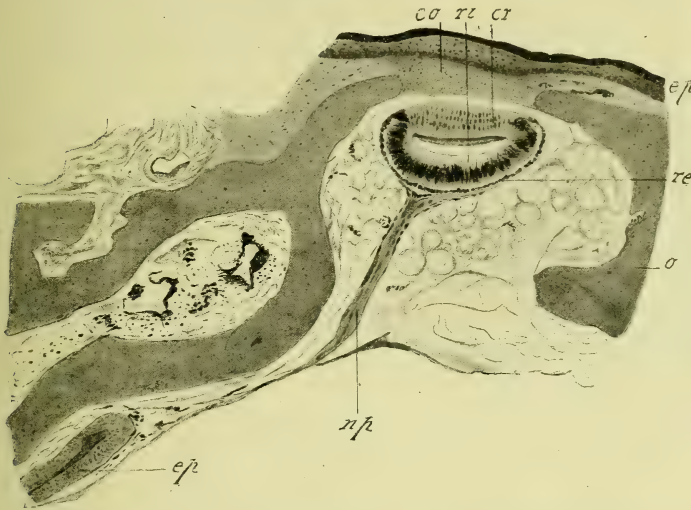


Fig. 314. — *Œil pinéal d'un Saurien, le* Scincus officinalis Laur.

Œil pinéal. en forme de vésicule, dont la paroi antérieure *cr* est un cristallin ; la paroi postérieure pigmentée est la rétine composée de deux feuillets *ri* et *re*, qui se continuent l'un par l'autre. — *np*, nerf pinéal. — *ep*, épiphyse (diverticule cérébral indépendant de l'organe pariétal). — *ep*, épiderme. — *co*, région du tégument située au-devant de l'œil et représentant une cornée. — *o*, voûte osseuse du crâne percée d'un trou, le trou pariétal, au niveau de l'œil. × 50.

la rétine deux couches de cellules nerveuses, deux neurones cérébraux, sont superposés à la cellule épithélio-sensorielle. Des trois neurones de la rétine, l'externe seul est donc visuel et sensoriel, ou neuro-épithélial ; les deux autres sont cérébraux. Il y a donc *deux parties fondamentales dans la rétine des Vertébrés ;* l'une, externe, est le *neuro-épithélium* ; l'autre, interne, est la *couche cérébrale*, formée par deux assises : le « ganglion rétinien », que constituent les cellules rétiniennes ou deuxièmes neurones, et le « ganglion optique », que forment les cellules ganglionnaires optiques ou troisièmes neurones. Ces deux derniers sont des neurones cérébraux accolés au neurone visuel en une seule et même membrane, la rétine.

Les rapports des cellules visuelles avec les neurones cérébraux ne sont pas différents chez les Arthropodes et les Céphalopodes (fig. 312). Seulement ces neurones cérébraux, au lieu de faire corps, comme chez les Vertébrés, avec le neurone sensoriel ou visuel, en sont plus ou moins séparés. Ils sont alors contenus dans des organes distincts de la rétine, qui sont les

ganglions optiques, au nombre de un ou plusieurs, qui sont superposés les uns aux autres et sur lesquels repose plus ou moins intimement la membrane sensorielle ou rétine proprement dite.

Les éléments sensoriels et nerveux ne sont pas les seuls à constituer la rétine. Il s'y trouve en outre des *cellules de soutien*, dont les plus remarquables sont celles qu'on connaît sous le nom de *cellules ou fibres de Müller*. Ces éléments, d'origine ectodermique comme les autres cellules constitutives de la rétine, seront décrits plus loin dans l'article consacré aux cellules épithéliales de soutien (Livre VIII).

e) *Yeux thermoscopiques. Œil pinéal.* — Il nous reste à dire quelques mots de la structure des *yeux thermoscopiques* et de *l'œil pinéal*, qui n'ont peut-être qu'une analogie de forme avec les yeux proprement dits et ne sont sans doute pas des organes photorécepteurs.

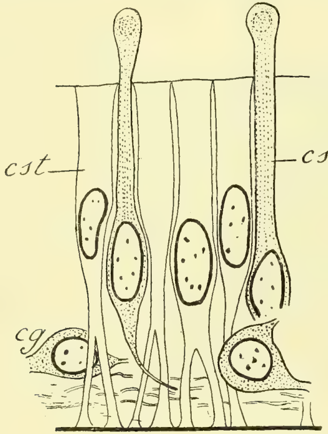


Fig. 315. — *Coupe de la rétine de l'œil pinéal chez un Cyclostome* (Petromyzon marinus L.).

cs, cellules sensorielles. — *cst*, cellules de soutien. — *cg*, cellules ganglionnaires (?). D'après Studnicka.

Des yeux thermoscopiques, c'est-à-dire des organes en forme d'yeux, vraisemblablement destinés à apprécier la quantité de chaleur, existent par exemple chez les Céphalopodes (fig. 313). Ils sont formés d'un grand chromatophore lenticulaire, très pigmenté, auquel aboutit une fibre nerveuse entourée de grosses cellules transparentes (Joubin).

L'œil pinéal, ou « organe pariétal », cet organe qualifié de rudimentaire, en réalité à fonctions énigmatiques, sur lequel il a été tant écrit déjà, est très développé chez les Sauriens et chez les Cyclostomes. Il a la forme d'une vésicule aplatie, dont la paroi profonde forme la partie sensorielle ou rétine (fig. 314). Cette rétine est composée de cellules sensorielles ou rétiniennes, le plus souvent chargées abondamment de pigment, auxquelles aboutissent les ramifications d'un nerf pinéal ou pariétal (Lézards). Chez les Cyclostomes la rétine, d'après les recherches de Retzius et de Studnicka, se compose de plusieurs sortes d'éléments et offre une organisation cellulaire qui reproduit, en la simplifiant, celle de la rétine dans les yeux ordinaires. On y trouve en effet des cellules visuelles à bâtonnet mélangées à des cellules de soutien, et, dans les couches externes ou profondes de la rétine, des cellules ganglionnaires en relation avec le nerf pinéal (fig. 315). La paroi antérieure de la vésicule pinéale est différenciée soit en un vrai cristallin, soit en une membrane transparente ou pellucide (fig. 315).

Article 2. — CELLULES NERVEUSES. CENTRES NERVEUX.

Le premier élément de la voie sensible était la cellule sensorielle, dont nous venons de faire l'étude. Les éléments cellulaires qui dans la voie de sensibilité font suite à la cellule sensorielle sont les cellules nerveuses. Mais parmi ces cellules nerveuses, il en est une dont le caractère est plus essentiel que les autres ; c'est la *cellule nerveuse motrice*, c'est-à-dire celle qui commande la réaction à l'impression sensible. Les autres, qui ont un caractère moins nécessaire et plus accessoire, relient la cellule sensorielle à la cellule nerveuse motrice; nous les avons appelées *cellules commissurales* ou *cellules nerveuses centrales*. Telle est la grande division physiologique qu'il convient d'introduire parmi les cellules nerveuses. Il est bon de remarquer dès à présent, qu'en se plaçant au point de vue de la forme et de la structure, on avait de tout temps considéré comme cellules nerveuses les cellules sensorielles ganglionnaires, avant que l'on connût leur signification véritable et qu'on sût qu'elles n'avaient que la forme extérieure et intérieure des cellules nerveuses et n'en avaient ni la nature ni la fonction.

Les ganglions cérébro-spinaux pourraient par suite, eux aussi, être rangés parmi les centres nerveux.

Si nous voulions considérer les cellules sensorielles ganglionnaires comme nerveuses, nous aurions à distinguer trois catégories de cellules nerveuses : les cellules motrices, les cellules centrales ou commissurales, et les cellules ganglionnaires.

Les *centres nerveux* sont *formés essentiellement de cellules nerveuses*, qui y représentent l'élément dominateur. Mais cet élément n'est pas le seul. Ils renferment en outre des *conducteurs nerveux*, des *fibres*. Ils contiennent aussi des *cellules de soutien*, d'origine ectodermique comme les cellules nerveuses, dont nous ferons l'étude dans un chapitre consacré aux cellules épithéliales de soutien. Enfin, on y trouve du tissu conjonctifet des vaisseaux.

Il y a à étudier successivement, dans le chapitre des cellules nerveuses, leur forme, leur structure et leurs rapports.

La deuxième question seule peut être complètement traitée. La première suppose résoluela troisième, et cette dernière à son tour ne peut être traitée que quand nous connaîtrons les fibres nerveuses.

I. Forme des cellules nerveuses.

A. **Remarques générales.** — La question de la forme des cellules nerveuses suppose tranchée celle de leurs rapports entre elles aussi bien qu'avec les fibres nerveuses. Or, nous savons que ces rapports sont compris de deux façons tout à fait différentes. Ou bien, comme dans la théorie du neurone, les fibres nerveuses ne sont que des prolongements des cellules nerveuses, et celles-ci sont autant d'unités nerveuses, de neurones indépendants les uns des autres. Ou bien les fibres nerveuses sont différentes des

cellules nerveuses, et tous les éléments nerveux, cellules et fibres, sont unis les uns aux autres en une voie sensible continue. Dans le premier cas, la forme des cellules nerveuses sera bien différente de ce qu'elle est dans le second. Dans celui-ci, la cellule nerveuse est en effet réduite au corps cellulaire et au noyau et ne diffère pas de la forme d'une cellule ordinaire.

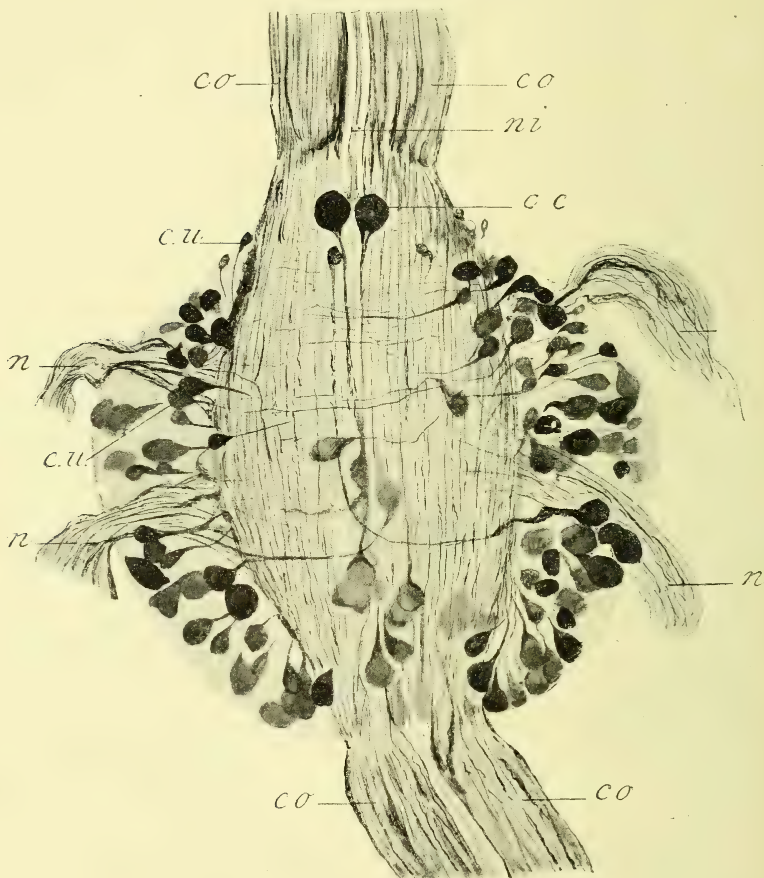


Fig. 316. — *Ganglion de la chaîne ventrale chez la Sangsue* (Hirudo medicinalis L.), *pour les cellules nerveuses unipolaires.*

co, *co*, connectifs de la chaîne ventrale. — *cu*, cellules nerveuses motrices unipolaires. — *cc*, cellules de cordon ou commissurales. — *n*, *n*, les deux paires de nerfs latéraux. — *ni*, nerf intermédiaire de Faivre. × 100. D'après une préparation de Ch. Simon et G. Thiry.

Avec la première interprétation, au contraire, la cellule nerveuse prend, de par ses prolongements ou fibres nerveuses, étendus au loin dans l'organisme, une forme spéciale qui la distingue de tout autre élément cellulaire, et que l'on a pu comparer à une araignée aux pattes démesurément longues.

Nous nous placerons dans le cas de cette première interprétation, qui est actuellement la plus classique, en supposant que les fibres nerveuses ne sont que des prolongements des cellules.

Les cellules nerveuses sont des éléments de grande taille, atteignant

0mm,2, 0mm,3 chez les Poissons, très grosses aussi dans les ganglions cérébraux des Gastropodes Pulmonés ; chez les Mammifères, les plus volumineuses siègent dans les renflements lombaire et cervical de la moelle épinière. Leurs dimensions deviennent tout à fait fantastiques, si, comprenant les fibres nerveuses comme de simples expansions de la cellule, on les attribue à cette dernière. On obtient alors des cellules dont le prolongement atteint plus de 1 mètre chez l'Homme et plus encore chez des êtres de plus grande dimension ; il en est ainsi des cellules motrices du renflement lombaire de la moelle épinière, puisque leur principal prolongement n'est autre qu'une de ces fibres nerveuses qui, prenant part à la constitution du nerf sciatique, s'étendent de la moelle à l'extrémité des orteils. D'autres fois, les cellules nerveuses sont de dimension très réduite, et leur noyau est entouré d'un corps cellulaire si mince que ces éléments ont longtemps passé pour n'être que des noyaux nus, qu'on appelait des « grains », jusqu'au jour où par la méthode chromo-argentique on a montré que du corps cellulaire partaient des prolongements bien développés.

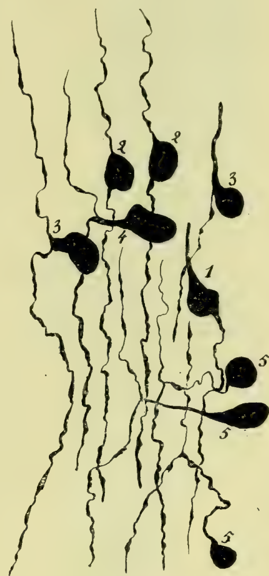


Fig. 317. — *Transformation des cellules bipolaires en cellules unipolaires et en T dans le ganglion de Gasser d'un embryon de Cobaye.*

1-5, stades successifs — 1, état bipolaire, oppositopolaire. — 2, état bipolaire géminipolaire, les deux prolongements naissant côte à côte. — 3, état unipolaire. — 4 et 5, cellules en T. D'après Van Gehuchten.

Comprises comme cellules formatrices de fibres nerveuses, les cellules nerveuses sont pourvues d'un ou plusieurs prolongements, qui leur forment autant de pôles ; on peut donc distinguer des cellules nerveuses *unipolaires*, *bipolaires et multipolaires*. Cette distinction est entièrement morphologique ; car *au point de vue physiologique, il n'y a en réalité que des cellules bipolaires*, avec un pôle d'entrée du courant nerveux et un pôle de sortie.

B. **Cellules unipolaires.** — Comme exemples de cellules unipolaires, on peut citer les cellules de beaucoup d'Invertébrés, notamment chez la Sangsue beaucoup de cellules des ganglions centraux et celles des ganglions périphériques contenus dans le plexus nerveux des cæcums gastriques (fig. 316). Ces cellules unipolaires ne sont fréquemment unipolaires qu'en apparence, et en réalité doivent être souvent ramenées à des cellules bipolaires. C'est le cas pour les cellules des ganglions cérébro-spinaux des Vertébrés supérieurs, pour les cellules ganglionnaires sympathiques des Amphibiens et des Reptiles, et pour les prétendues cellules unipolaires de la Sangsue elle-même et d'autres Invertébrés. Comme on le verra dans un instant, les cellules des ganglions cérébro-spinaux sont typiquement bipolaires et offrent tout d'abord cette forme chez l'embryon. Mais elles ne la conservent que chez les Poissons, et dans les ganglions acoustiques de tous les Vertébrés, tandis que partout ailleurs elles se transforment peu à peu, au cours

du développement, en cellules unipolaires. Cette transformation se fait grâce à ce que les deux prolongements, qui étaient d'abord oppositopolaires, naissant aux deux pôles opposés de la cellule, se rapprochent l'un de l'autre jusqu'à se confondre en une branche unique qui leur devient commune à tous les deux et qui s'allonge de plus en plus (fig. 317). Ainsi prend naissance la cellule unipolaire des ganglions cérébro-spinaux des Vertébrés supérieurs, appelée par Ranvier « cellule en T », où la branche verticale du T figure le tronc commun d'origine des prolongements représentés par les deux branches horizontales du T.



Fig. 318. — *Cellule à fibre spirale du tronc du sympathique chez la Grenouille.*

fd, fibre droite — *fs*, fibre spirale. — *n*, noyaux de la cellule nerveuse. — *ng*, noyaux de la gaine conjonctive qui entoure la cellule. D'après Smirnow.



Fig. 319. — *Cellule nerveuse de la Sangsue* (Hirudo medicinalis L.)

Les cellules des ganglions sympathiques des Amphibiens et des Reptiles sont aussi des éléments en apparence unipolaires, en réalité bipolaires. On les trouve par exemple dans le nerf pneumo-gastrique et dans les nerfs du cœur de la Grenouille, où elles sont connues depuis Beale sous le nom de « cellules à fibre spirale » (fig. 318). C'est qu'en effet le prolongement apparemment unique de la cellule en contient en réalité deux : l'un est une fibre épaisse et droite, l'autre est une fibre mince, enroulée en hélice autour de la précédente ; nous verrons plus loin quels sont leurs rapports exacts avec la cellule et ce qu'il faut penser de leur signification.

Quant aux cellules unipolaires des Invertébrés, de la Sangsue par exemple, il résulte de nombreuses recherches, notamment d'Apathy et de Simon, que, dans ces cellules, le prolongement, qui semble unique, contient en réalité deux fibres nerveuses, dont l'une est afférente et l'autre efférente, et dont nous établirons plus loin les rapports entre elles ainsi qu'avec la cellule (fig. 319).

C. **Cellules bipolaires**. — Les cellules bipolaires sont de forme allongée, elliptique et portent à chacune de leurs extrémités un prolongement. Telles sont les cellules bipolaires des ganglions cérébro-spinaux des embryons de

Vertébrés, des Poissons, et celles des ganglions acoustiques chez tous les Vertébrés (fig. 320). Telles sont aussi les cellules bipolaires du ganglion rétinien (fig. 321).

D. **Cellules multipolaires.** — Enfin, le plus souvent, les cellules nerveuses sont multipolaires ; elles émettent un plus ou moins grand nombre de prolongements qui prennent plus ou moins complètement les caractères de fibres nerveuses. On peut citer ici la plupart des cellules des centres nerveux des Vertébrés (telles que les « cellules nerveuses motrices » de la corne antérieure de la moelle épinière, les « cellules pyramidales » de l'écorce cérébrale, les « cellules mitrales » du bulbe olfactif, les « cellules du ganglion optique » de la rétine), certaines cellules des ganglions cérébro-spinaux, les cellules des ganglions sympathiques des Vertébrés supérieurs, les cellules des centres nerveux chez un grand nombre d'Invertébrés.

Les *cellules motrices des cornes antérieures de la moelle* sont les plus anciennement connues, car elles ont été découvertes par Valentin et Purkiné (1836) et depuis lors ont fourni la base des descriptions de toutes les cellules nerveuses. Deiters fit ensuite cette observation capitale que, parmi les prolongements très nombreux qui s'échappent du corps cellulaire, il en est un qui présente des caractères tout particuliers et auquel, pour cette raison, on a dès lors donné des noms spéciaux, soit celui de *prolongement de* Deiters, ou *prolongement nerveux*, soit plus souvent ceux de *cylindre-axe* ou *prolongement cylindre-axile*, soit enfin ceux d'*axone* ou de *neurite*. Nous savons que ce prolongement se distingue par la précocité de son apparition, et qu'il se montre chez les embryons bien avant les autres. Il se distingue aussi des autres par sa constance dans toutes les cellules nerveuses.

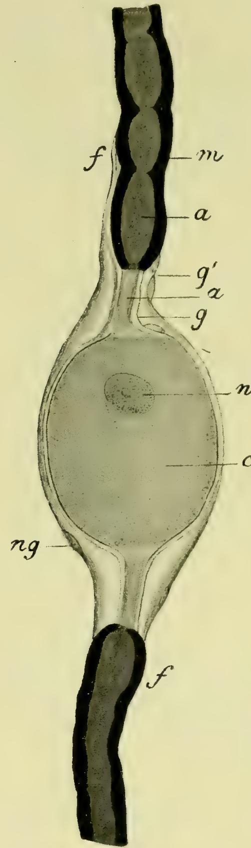


Fig. 320. — *Cellule bipolaire d'un ganglion spiral de la Raie* (Raja batis L.).

c, corps cellulaire. — *n*, noyau. — *f*, *f*, fibres nerveuses. — *a*, axone. — *m*, myéline. — *g*, gaine de Schwann. — *g'*, gaine secondaire. — *ng*, noyaux de cette gaine. D'après Ranvier.

On reconnut en effet bientôt qu'il n'existe pas que dans les cellules motrices de la moelle, mais encore dans toutes les cellules nerveuses multipolaires, qu'il ne forme pas seulement l'un des nombreux prolongements de ces dernières, mais encore qu'il constitue les deux prolongements ou l'expansion unique des cellules bipolaires et unipolaires. Ou du moins, pour parler plus exactement, on constata qu'il y avait entre tous ces prolongements des ressemblances très grandes de forme, de distribution et de structure, permettant de conclure à l'identité. Ainsi donc le prolongement de Deiters des cellules multipolaires représente le prolongement unique ou

double des autres cellules. C'est, dans ces divers cas, un axone, qui se continuera dans la fibre nerveuse, dont il formera la partie axiale et essentielle. On voit, en effet, par exemple, l'axone des cellules multipolaires motrices de la moelle épinière sortir de la moelle épinière et devenir la partie axiale de l'une des fibres nerveuses qui composent la racine motrice d'un nerf spinal. L'axone possède un certain nombre de caractères, qui le différencient bien des autres prolongements ; il s'en distingue par son aspect, par sa structure toute spéciale, et, avant tout, parce qu'il entre habituellement dans la composition d'une fibre nerveuse.

Outre l'axone, la cellule multipolaire possède un nombre plus ou moins grand de prolongements différents, qu'on appelle *prolongements protoplasmiques*, parce qu'ils paraissent n'être que de simples expansions du corps protoplasmique de la cellule, dont ils reproduisent la structure, et qu'on nomme aussi *dendrites*, parce qu'ils se ramifient à la façon des branches d'un arbre. Ces prolongements sont loin d'avoir la fixité de l'axone ; ils sont plus ou moins développés, plus ou moins nombreux, plus ou moins abondamment ramifiés.



FIG. 321. — *Cellules bipolaires de la rétine d'un Sélacien* (Mustelus vulgaris MÜLL. HENLE).
a, prolongement cylindre-axile. — *p*, prolongement protoplasmatique. D'après SCHAPER. × 230.

Les *cellules du ganglion optique de la rétine* ressemblent beaucoup aux précédentes. Sur une coupe schématisée de la rétine (fig. 311), on constate les deux sortes de prolongements de la cellule : l'axone ou prolongement descendant, qui va former l'une des fibres du nerf optique ; les dendrites, qui forment les prolongements ascendants et entrent en rapport avec les cellules du ganglion rétinien. Sur la rétine examinée à plat (fig. 322), on retrouve : l'axone, ce prolongement moniliforme qui décrit un trajet curviligne et va se joindre aux axones des autres cellules ganglionnaires pour former avec eux le nerf optique ; les dendrites qui sont extraordinairement ramifiés et dont les rameaux ultimes paraissent s'anastomoser en un réseau de filaments moniliformes très grêles.

Les *cellules mitrales du bulbe olfactif* (voir fig. 287) possèdent de même un axone et des dendrites. On considère comme axone le prolongement ascendant qui relie les cellules mitrales aux autres cellules cérébrales. On regarde comme dendrites les prolongements latéraux par lesquels les cellules mitrales sont en relation les unes avec les autres et surtout le prolongement descendant ou principal qui les relie aux cellules olfactives et qui par ses ramifications dernières va contribuer à la formation du bulbe olfactif.

Les *cellules pyramidales de l'écorce cérébrale* (fig. 323) sont assez semblables aux cellules mitrales du bulbe olfactif, sauf que leurs deux sortes de prolongements sont orientés en sens inverse. L'axone de la cellule pyramidale est ce prolongement grêle, descendant, qui de l'écorce cérébrale des-

cend dans les pédoncules cérébraux, dans la moelle allongée et jusque dans la moelle épinière. Les dendrites sont : les uns latéraux et d'importance médiocre ; un autre verticalement ascendant, formant le tronc principal d'une puissante ramure qui s'épanouit à la surface même de l'écorce cérébrale.

Remarquons que, dans ces deux derniers cas, si l'on néglige les prolon-

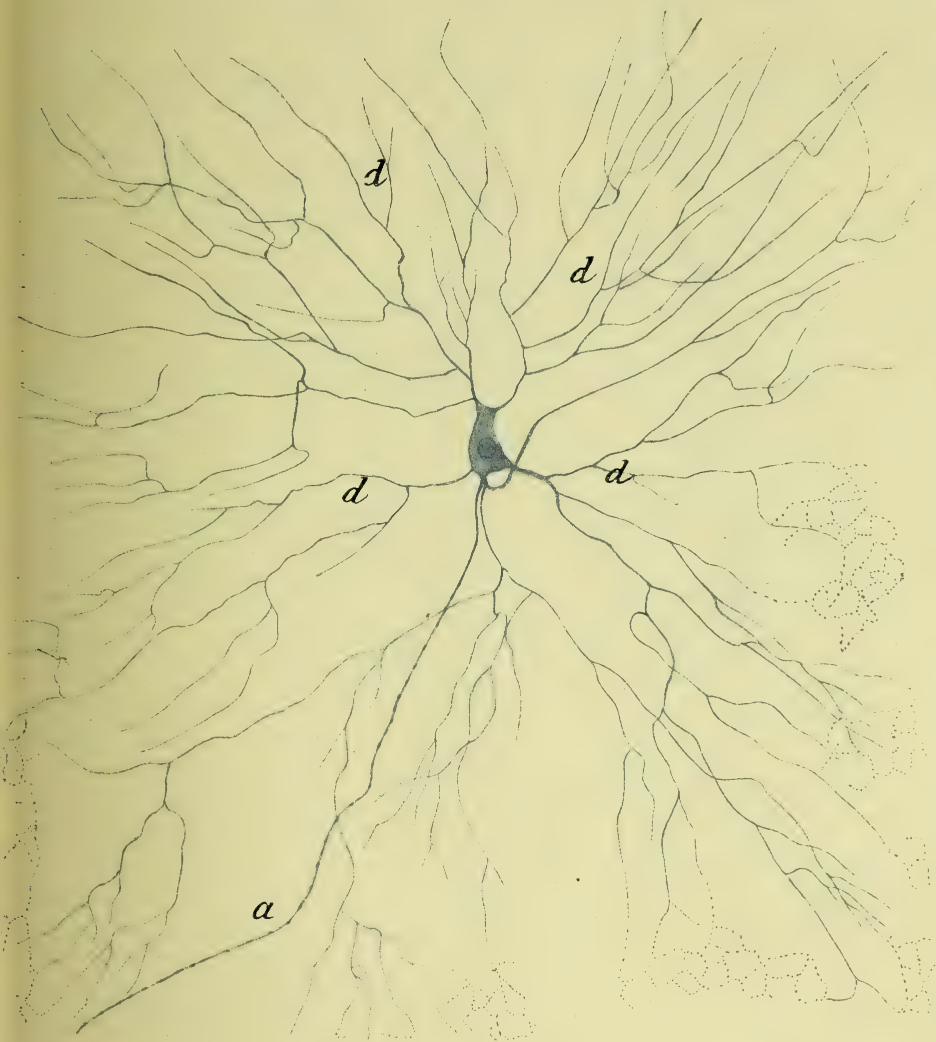


Fig. 322. — *Cellule ganglionnaire optique de la rétine du Cheval.*
Examinée à plat, d'après une préparation au bleu de méthylène. *a*, axone. - *d*, dendrites × 125

gements latéraux, qui sont accessoires, la cellule multipolaire est en réalité un élément bipolaire, dont l'un des pôles est l'origine de l'axone, tandis que du pôle opposé naît le dendrite principal.

La complication de la forme est plus ou moins grande dans les cellules multipolaires, selon le développement de la ramification dendritique. Celle-ci varie dans une même espèce cellulaire, la cellule pyramidale de l'écorce

cérébrale par exemple, suivant que l'on s'adresse à un représentant plus ou moins élevé de la série des Vertébrés, ou que chez un même animal on examine des embryons d'âge différent (Ramon Cajal, Stefanowska) (fig. 324).



Fig. 323. — *Cellule pyramidale de l'écorce cérébrale d'un jeune Chien.*

cn, corps cellulaire avec le noyau. — *dl*, *dp*, dendrites latéraux et dendrite principal. — *a*, axone. — *c*, collatérales de l'axone. Méthode de Golgi. × 250.

On peut établir parmi les cellules multipolaires une classification rationnelle, en se fondant sur la nature des prolongements cellulaires. Le cas où il existe deux sortes de prolongements, l'axone et les dendrites, pour être le plus général, n'est cependant pas le seul. Ramon Cajal a en effet découvert dans la rétine, au niveau de la face externe du neurosponge ou couche réticulaire interne, des éléments nerveux multipolaires, qu'il a appelés « cellules amacrines », qui sont dépourvus d'axone et dont tous les prolongements sont protoplasmiques. Il y a inversement des cellules, telles que les « cellules de Cajal » dans l'écorce cérébrale, dont tous les prolongements se terminent par des axones (*cellules du type* Cajal). En outre, de nombreuses subdivisions peuvent être introduites parmi les cellules multipolaires qui possèdent à la fois l'axone et des dendrites. Dogiel a décrit dans la rétine, au même endroit où siègent les cellules amacrines de Cajal, des éléments qu'il a nommés « spongioblastes », offrant cette particularité que de leur corps cellulaire naissent des dendrites qui s'unissent en un axone (*cellules du type* Dogiel) ; P. Bouin a retrouvé des éléments analogues. Il arrive du reste fréquemment que l'axone, au lieu de partir directement du corps cellulaire, naît à une distance plus ou moins grande de celui-ci sur un dendrite. Aux cellules, enfin, dont l'axone se prolonge au loin, conservant son individualité et se bornant à émettre quelques rameaux latéraux (collatérales ou paraxones), et devient partie constituante d'une fibre nerveuse, Golgi a opposé celles dont l'axone s'épuise dès son origine en innombrables branches formant un arbre touffu et ne fournit pas de fibre nerveuse; le premier type (*type* 1 de Golgi ou *type* de Deiters), de beaucoup le plus fréquent,

est par exemple celui des cellules motrices de la moelle et des autres éléments multipolaires que nous avons cités ; le second (*type* 2 de Golgi ou *type* de Golgi), est représenté par certains éléments du cervelet et de la moelle.

II. Structure des cellules nerveuses.

Les cellules nerveuses ont d'abord la *structure des cellules ordinaires*. Elles possèdent, en outre, des attributs de *cellules glandulaires spéciales*.



Fig. 324. — *Stades de l'évolution ontogénétique et phylogénétique des cellules pyramidales de l'écorce cérébrale, montrant la complication croissante de la forme par le développement de plus en plus grand des dendrites.*

a, *b*, *c*, *d*, *e*, stades du développement ontogénétique; en *a*, rien que l'axone ; en *b*, rudiment de dendrite principal avec un bouquet de courtes expansions ; en *c* et *d*, allongement du tronc principal et accroissement de ses rameaux ; en *e*, apparition des dendrites latéraux du corps cellulaire et émission des collatérales de l'axone. — A, B, C, D, phases de l'évolution phylogénétique. A, Grenouille; B, Lézard ; C, Souris ; D, Homme. D'après Ramon Cajal.

Elles ont enfin la qualité de *cellules conductrices*, et doivent être pourvues de substance conductrice, c'est-à-dire de fibres.

De là trois structures enchevêtrées, correspondant à ces trois caractères fonctionnels ; leur enchevêtrement fait de la cellule nerveuse un des éléments dont la constitution cytologique est le plus difficile à débrouiller.

A. **Éléments de structure cellulaire banale.** — La structure ordinaire est la plus anciennement connue, la seule qui soit représentée dans les figures des auteurs un peu anciens (fig. 325). Une cellule des cornes antérieures de la moelle épinière de l'Homme, traitée par les méthodes histologiques ordinaires, nous la présente. Cette cellule (fig. 325), vue à un grossissement

moyen, offre un protoplasma grenu ou vaguement fibrillaire, dont sont aussi formés les prolongements dendritiques. Ce protoplasma, beaucoup d'auteurs, l'examinant à de forts grossissements, l'ont en réalité trouvé réticulaire ou alvéolaire. L'axone se distingue du cytoplasme du corps cellulaire des dendrites par son aspect clair et une apparence plus nettemen fibrillaire ; il naît sur le corps cellulaire par un cône d'insertion, le « cône polaire », beaucoup plus clair que le reste du cytoplasme. Un noyau rond, volumineux et clair, occupe à peu près le centre de la cellule ; il renferme un réseau chromatique très délicat et un gros nucléole pourvu lui-même d'un nucléolule. Certaines cellules nerveuses, comme celles des ganglions sym-

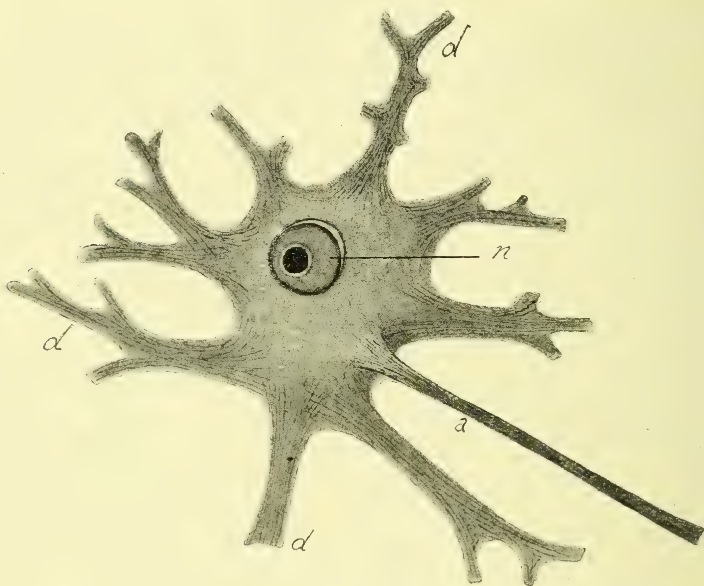


FIG. 325. — *Cellule nerveuse de la moelle épinière de l'Homme.*
n, noyau. — *a*, axone. — *d*, *d*, dendrites. × 500. D'après KLEIN.

pathiques des Mammifères (voir fig. 347), possèdent deux et même trois noyaux.

Il ne faudrait pas considérer la présence de ces deux ou trois noyaux comme un signe de division cellulaire ; dans la cellule nerveuse, le noyau est toujours au repos. La cellule nerveuse, une fois différenciée et adulte, ne se divise plus ; elle est vouée à la neurilité comme à un sacerdoce entraînant avec lui la stérilité ; les cellules nerveuses qu'on a cru voir en division étaient en réalité des éléments jeunes non différenciés.

En outre, dans beaucoup de cellules nerveuses, de Vertébrés et d'Invertébrés, plusieurs auteurs ont décrit, de façon d'ailleurs passablement différente, un centrosome et une sphère cellulaire. Enfin, la cellule nerveuse est une cellule nue, dépourvue de membrane cellulaire. Quand il y a une enveloppe protectrice, c'est une enveloppe d'emprunt, conjonctive, étrangère à la cellule (ganglions spinaux et sympathiques).

B. **Éléments de structure glandulaire (corps chromatiques, pigment, canaux intracellulaires).** — L'emploi de colorants spéciaux (couleurs basiques d'aniline et autres) a permis à Flemming et à Nissl d'ajouter à la description cytologique de la cellule nerveuse un détail structural très important, puisqu'il peut servir de substratum à la fonction glandulaire de la cellule nerveuse. Dans ces conditions de technique, on met en effet en évidence dans le cytoplasme du corps cellulaire et des dendrites, mais pas dans l'axone, une *substance chromatique* spéciale (fig 326). Cette substance existe dans la plupart des cellules et ne manque qu'à quelques-unes, qui sont des éléments jeunes, incomplètement différenciés ; Nissl a opposé les premières, qu'il appelle « somatochromes » (à corps cellulaire ou soma chromatique), aux secondes, qu'il nomme « caryochromes » (à noyau seul chromatique).

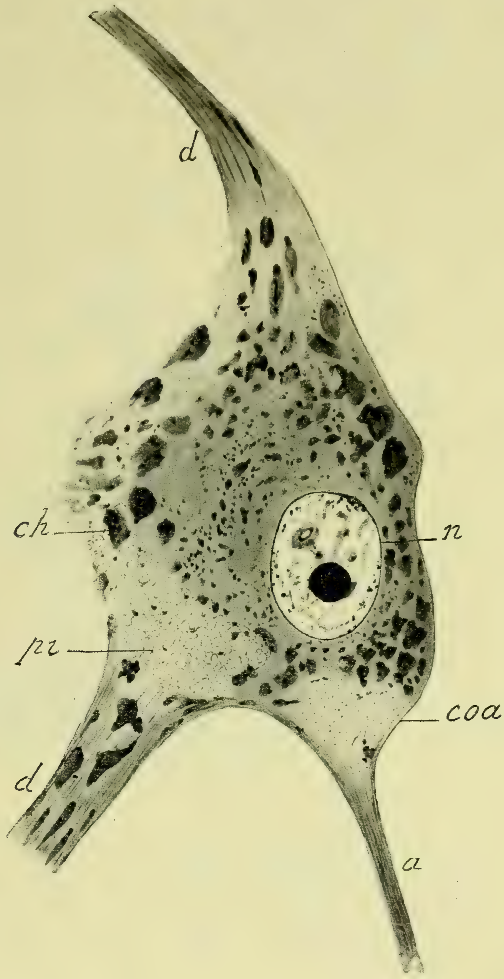


Fig. 326. — *Cellule nerveuse de la moelle épinière de l'Homme montrant la substance chromatique.*

n, noyau. — *a*, axone. — *coa*, cône d'origine de l'axone. — *d*, *d*, dendrites.— *cr*, corps chromatique.— *pi*, amas pigmentaire. × 500.

La substance chromatique est en général disséminée dans tout le corps cellulaire, auquel elle donne un aspect moucheté ou tigré (« substance tigroïde » de Lenhossèk), mais elle peut aussi être localisée en un endroit limité du corps cytoplasmique. Elle se présente sous un aspect très variable ; tantôt elle est à l'état de fine poussière, tantôt sous forme de blocs irréguliers, anguleux, de fuseaux ou de bandes ; au niveau des points de bifurcation des dendrites, elle forme un amas triangulaire (fig. 326). L'aspect de la substance chromatique ou tigroïde varie suivant les espèces de cellules nerveuses qu'on considère ; il caractériserait si bien, d'après Nissl, une espèce de cellule nerveuse déterminée, qu'il permettrait d'en faire le diagnostic, de nommer cette cellule. Il diffère aussi selon l'état fonctionnel des cellules ; de très nombreuses recher-

ches ont montré que dans l'état de fatigue et dans l'état de maladie, par exemple après empoisonnement de la cellule nerveuse par des alcaloïdes ou des sels métalliques, la substance chromatique disparaît, et qu'il peut y avoir une « chromatolyse » totale. Une question très importante, parce qu'elle commande celle de la signification des corps chromatiques, est celle de leurs rapports avec la structure cellulaire. Nissl et les auteurs qui l'ont suivi ont tous nettement distingué la substance chromatique qui forme ces corps, de la *substance achromatique*, réticulée ou alvéolaire, qui forme la

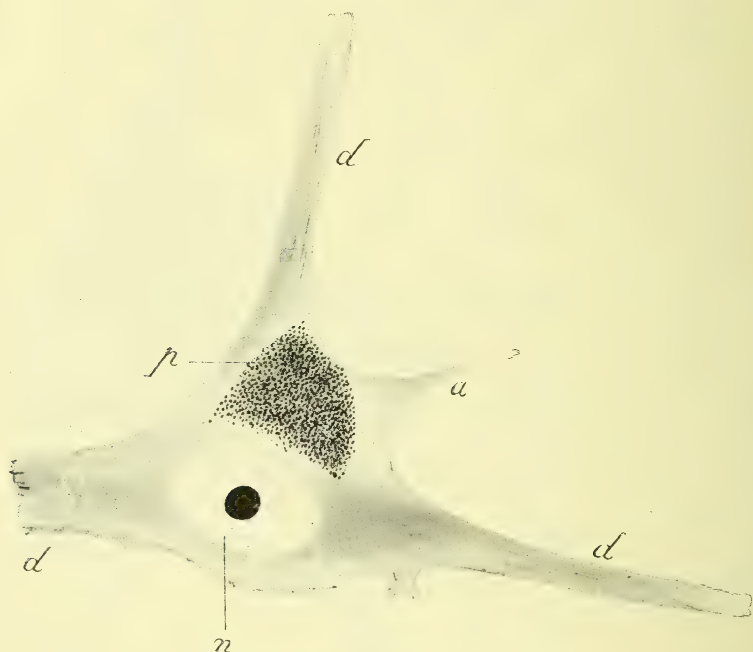


Fig. 327. — *Cellule nerveuse de la moelle épinière de l'Homme avec pigment.*
a, axone. — *d*, *d*, *d*, dendrites. — *n*, noyau. — *p*, amas pigmentaire coloré par le réactif employé. × 500.

charpente même de la cellule. Mais quels sont les rapports précis de l'un et de l'autre ? C'est ce qu'on n'a pas encore élucidé. Pour les uns, les corps chromatiques sont contenus dans les mailles de la charpente cellulaire ; dans cette situation, ils ne peuvent guère représenter que des enclaves du protoplasma et ont été regardés comme des matériaux de réserve, n'ayant qu'un rôle purement nutritif (van Gehuchten). D'autres auteurs, au contraire, prétendent que les corps chromatiques sont des différenciations des travées mêmes du cytoplasme ; ils doivent être considérés comme une variété de protoplasma modifié, sans doute particulièrement active dans les phénomènes nerveux, que Marinesco, par exemple, a opposée, sous le nom de « kinétoplasma », au protoplasma nutritif ordinaire, à la substance achromatique, qu'il a appelée « trophoplasma ».

Outre les corps chromatiques, le cytoplasme d'un grand nombre de cellules nerveuses renferme encore normalement du *pigment*, sous la forme de granulations disséminées dans tout le corps cellulaire, ou concentrées en un ou

deux gros amas (fig. 327). Ce pigment est de nature et de coloration variées; les granulations pigmentaires sont le plus souvent de nature graisseuse et représentent une graisse colorée, un *lipochrome*; c'est à ces granulations de couleur variable que beaucoup d'organes nerveux doivent une coloration caractéristique ; par exemple : les ganglions des Gastropodes, leur couleur fréquemment jaune, certaines régions (*locus niger*, *locus cæruleus*) du système nerveux central des Vertébrés, la teinte qui leur a valu leur nom. On a remarqué que, dans certaines cellules nerveuses, telles que celles des gan-

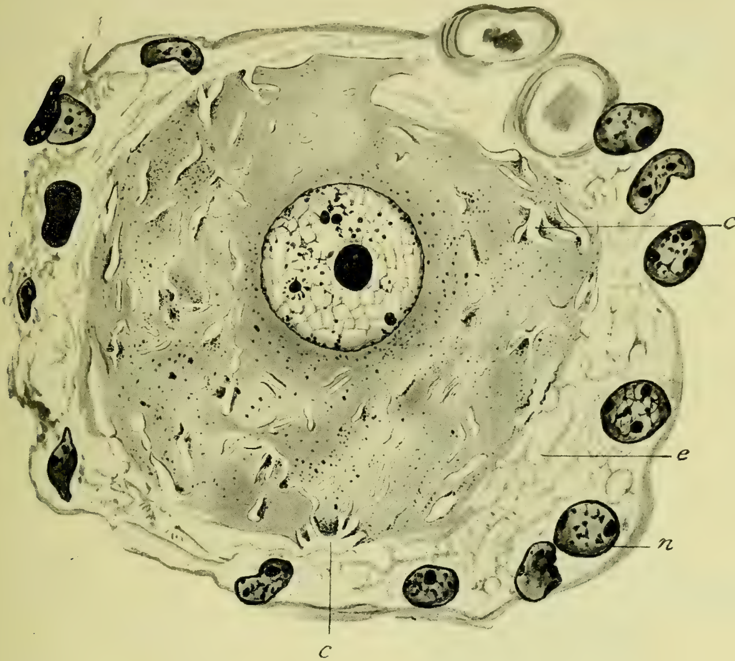


FIG. 328. — *Cellule nerveuse d'un ganglion spinal du Veau montrant les canaux intracellulaires.*
c, c, canalicules intracellulaires, qu'on voit déboucher à la surface de la cellule. — n, noyaux des cellules conjonctives qui entourent la cellule nerveuse. — e, espaces lymphatiques ménagés entre les prolongements des cellules conjonctives et formant un vaste sinus péricellulaire où s'ouvrent les canalicules intracellulaires. Prépar. de ST. MAZIARSKI. × 1.000.

glions spinaux, où il est bien développé, le pigment devient de plus en plus abondant avec l'âge. Bien que les relations du pigment avec la substance chromatique n'aient pas encore été définitivement fixées, il est possible que le pigment ne soit que le produit d'une transformation peut-être dégénérative de cette substance. Qu'il dérive de cette dernière ou qu'il soit un produit distinct, sa présence n'en est pas moins liée à l'activité glandulaire des cellules nerveuses.

C'est peut-être aussi comme dispositif glandulaire qu'il faut interpréter les *canaux intracellulaires* que HOLMGREN, STUDNICKA et d'autres auteurs ont décrits dans les cellules nerveuses où ils peuvent former un système de conduits très développé (fig. 328). Les rapports étroits que la substance chromatique présente avec ces canaux font penser qu'ils servent à la circulation de sucs nutritifs ou à l'élimination de produits excrétés.

On ne doit pas confondre ces canaux intracellulaires, qui ont l'aspect de conduits à lumière nette et à paroi différenciée, avec des tractus délicats qui, issus des cellules conjonctives qui entourent certaines cellules nerveuses, pénètrent dans le corps cellulaire et y forment une sorte de charpente spongieuse, le « trophosponge » d'Holmgren (cellules des ganglions de Gastropodes Pulmonés et autres cellules d'après Holmgren et Bockenek). Pour Holmgren cependant, il existe entre les deux formations un rapport direct ; les canaux intracellulaires seraient dus à la destruction des travées de trophosponge.

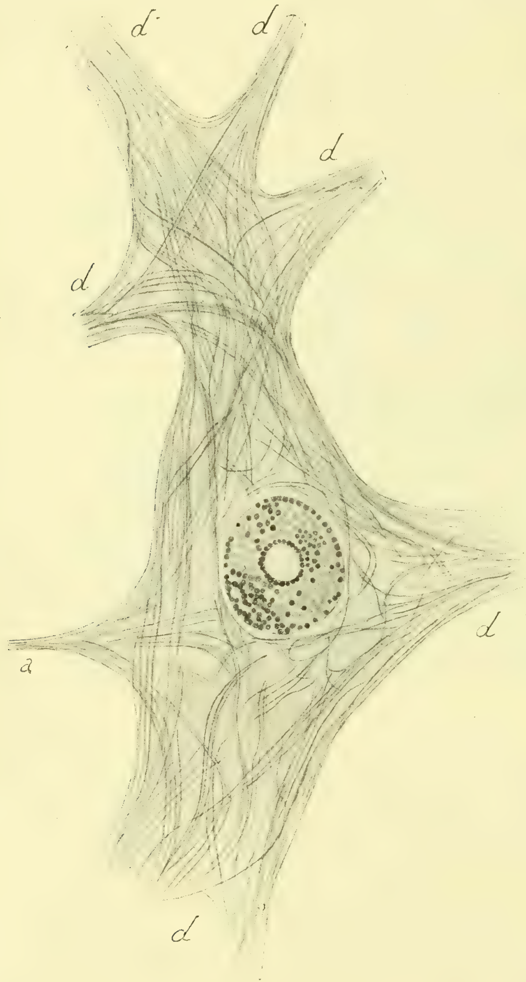


Fig. 329. — *Cellule nerveuse des cornes antérieures de la moelle épinière de l'Homme montrant la structure fibrillaire.*
a, axone. — *d*, *d*, dendrites. D'après Bethe. × 1.400.

C. **Éléments de structure conductrice (fibrilles).** — Il nous reste à parler à présent de la substance conductrice et fibrillaire dans les cellules nerveuses.

Remak, Frommann, Max Schultze, Kupffer connaissaient déjà la structure striée du corps cellulaire et de ses prolongements et en avaient conclu à leur constitution fibrillaire ; avec Flemming, le cytoplasme de la cellule nerveuse devenait même l'un des exemples les plus évidents de la structure fibrillaire du protoplasma. En usant de méthodes spéciales, Apathy, Bethe, Mann mirent en évidence non plus seulement une structure fibrillaire plus ou moins vague, mais les fibrilles elles-mêmes, distinctes les unes des autres (fig. 329). La disposition de ces fibrilles est, d'ailleurs, des plus variables selon les espèces de cellules nerveuses, et les rapports qu'elles contractent avec le reste de la structure cellulaire sont des moins bien définis. On a reconnu généralement que les fibrilles du corps cellulaire se continuent au niveau du cône polaire avec les fibrilles de l'axone. Mais comment se com

portent-elles dans le reste du corps cellulaire ? C'est ce qu'on n'a pas encore bien déterminé. Sont-elles indépendantes les unes des autres, ou, au contraire, unies en un réseau à mailles allongées? La structure fibrillaire est-elle distincte de la structure réticulaire, ou n'est-elle, au contraire, qu'une modalité de cette dernière ? Et surtout la voie fibrillaire est-elle interrompue quelque part dans la cellule, ou bien est-elle, au contraire, continue, soit que les fibrilles traversent en droite ligne la cellule de part en part pour ressortir au côté opposé à celui où elles étaient entrées, soit qu'elles décrivent dans le corps cellulaire des tourbillons, sans perdre leur continuité, comme dans les cellules des ganglions spinaux ? Enfin, divers auteurs ont décrit des formations qui paraissent avoir des rapports avec les fibrilles, sans qu'on puisse encore décider de la nature de ces rapports. C'est ainsi que Golgi et ses élèves ont trouvé dans les cellules nerveuses un « appareil réticulé » remarquable, dont la nature est demeurée nconnue.

Article 3. — FIBRES NERVEUSES. CONDUCTEURS NERVEUX OU NERFS.

I. Considérations générales.

Les fibres nerveuses sont les conducteurs qui relient entre eux les éléments cellulaires, cellules sensorielles, cellules nerveuses et éléments réactionnels, en une voie physiologique continue. Cette définition est tout à la fois morphologique et physiologique.

Elle est morphologique, puisqu'elle constate que les fibres nerveuses sont des liens matériels entre cellules ; elle néglige cependant complètement la notion embryologique, ne décide pas si la fibre nerveuse est ou non un prolongement de cellule nerveuse, ne l'interprète ni dans un sens favorable, ni dans un sens contraire à la théorie du neurone. Elle est surtout physiologique, en réalité ; et, faisant de l'expression de fibre nerveuse le synonyme de conducteur nerveux, elle admet comme fibres nerveuses non seulement l'axone, mais encore les dendrites, qui servent aussi à la conduction et qui, d'ailleurs, prennent souvent les caractères des fibres nerveuses formées par les axones.

Les fibres nerveuses sont rarement isolées dans les organismes supérieurs, mais habituellement réunies en faisceaux qu'on appelle les *nerfs*. Ces fibres nerveuses ne forment pas les seuls éléments constitutifs des nerfs, qui renferment en outre le plus habituellement des cellules de soutien et des cellules nutritives, du tissu conjonctif et des vaisseaux; mais elles en sont les éléments essentiels, dominateurs, auxquels tous les autres sont subordonnés et qui ne font jamais défaut.

La constitution schématique d'une voie sensible complète permet de distinguer dans cette voie trois sortes de fibres nerveuses ou de nerfs : les *nerfs sensibles*, allant des cellules sensorielles aux cellules centrales ; les *nerfs centraux*, qui associent les diverses cellules centrales entre elles et les relient aux cellules motrices ; les *nerfs moteurs*, enfin, qui portent l'excitation nerveuse des cellules motrices aux éléments réagissants. Les nerfs centraux

sont tout entiers contenus à l'intérieur du névraxe, ou système nerveux central ; les nerfs moteurs et sensibles, situés en dehors du névraxe, forment ensemble les « nerfs périphériques ».

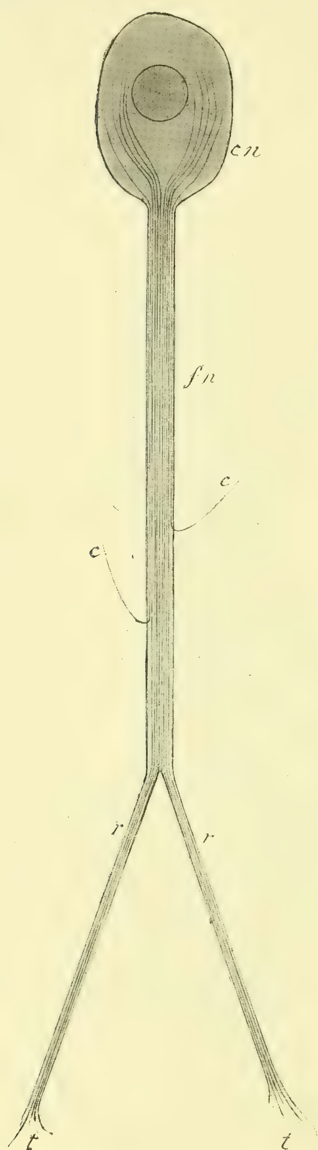


Fig. 330. — *Schéma de la ramification et de la décomposition fibrillaire d'une fibre nerveuse.*

cn, cellule nerveuse. — *fn*, fibre nerveuse. — *r*, ramifications. — *c*, collatérales. — *t*, terminaison.

Rappelons qu'il y a deux façons de comprendre l'*origine des fibres nerveuses*. Pour les partisans de la théorie du neurone, la fibre nerveuse n'est qu'une émanation de la cellule nerveuse. Selon Apathy, au contraire, et suivant les auteurs (Beard, Chiarugi, Dohrn, Raffaele), qui ont vu les fibres nerveuses se former aux dépens de chaînes cellulaires (« cellules nerveuses » proprement dites d'Apathy), les fibres nerveuses sont indépendantes des cellules. Dans le premier cas, la fibre nerveuse prenant origine dans une cellule nerveuse s'accroît à partir de ce point d'origine et finalement doit se terminer quelque part ; cette terminaison est, pour la fibre, une nécessité morphologique et, plus exactement, embryologique. Dans le deuxième cas, la fibre est un trait d'union entre deux cellules, et si elle ne naît ni ne se termine sur l'une et l'autre, du moins ses rapports avec les deux éléments qu'elle unit tiennent-ils lieu de deux terminaisons. Nous aurons donc à examiner d'une façon très générale les terminaisons nerveuses, c'est-à-dire les relations qui s'établissent entre les fibres nerveuses et les divers éléments auxquels elles aboutissent.

L'attribut essentiel de la fibre nerveuse, c'est d'être *formée de fibrilles;* d'où l'aspect de la fibre nerveuse, qui est striée longitudinalement, ou même décomposée par certaines méthodes techniques en fibrilles distinctes (voir fig. 271); c'est là le propre, nous le savons, de la substance conductrice. Entre les fibrilles se trouve une « substance interfibrillaire » appelée « axoplasma » ou « neuroplasma » ; la matière interfibrillaire est à la substance fibrillaire à peu près ce que le trophoplasma est au kinoplasma. Nous avons vu comment Apathy a été amené à subdiviser les fibrilles, qu'il appelle « primitives », en fibrilles encore plus fines ou « élémentaires », de sorte que la substance conductrice des fibres nerveuses

peut être caractérisée par une décomposition fibrillaire indéfinie. Rappelons aussi que cette substance conductrice paraît être constituée de disques superposés ayant des caractères différents tels que l'un étant colorable en noir par le nitrate d'argent, l'autre demeure incolore avec ce réactif; d'où résultent les stries noires et blanches dites «stries de Frommann», que l'on peut produire avec le nitrate d'argent sur les fibres nerveuses (voir fig. 272).

La constitution fibrillaire de la fibre nerveuse permet de comprendre (fig. 330) comment se comportent les fibres nerveuses à leurs extrémités et tout le long de leur trajet. A son extrémité d'origine, la fibre nerveuse, l'axone par exemple de la cellule nerveuse, se continue au niveau du cône polaire avec le corps cellulaire, les fibrilles de l'une devenant les fibrilles de

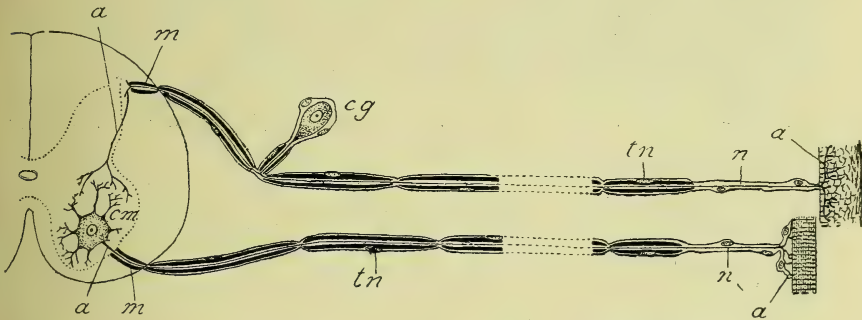


FIG. 331. — *Schéma de la constitution d'une fibre nerveuse depuis son origine jusqu'à sa terminaison.*
cm, cellule motrice de la moelle épinière. — *cg*, cellule sensible d'un ganglion spinal. — *a*, portions des fibres nerveuses sensible et motrice qui sont réduites à l'axone nu : ce sont la terminaison centrale de la fibre sensible dans la moelle épinière, sa terminaison périphérique dans l'épiderme; l'origine de la fibre motrice dans son trajet à l'intérieur de la substance grise de la moelle, sa terminaison sur une fibre musculaire. — *m*, *m*, portions des fibres sensible et motrice comprises dans la substance blanche de la moelle épinière, ou portions myéliniques. — *n*, *n*, portions amyéliniques revêtues seulement par le névrilemme. — *tn*, parties ayant la structure d'un tissu nerveux complet avec les étranglements annulaires et les segments interannulaires. Imité de MATHIAS DUVAL.

l'autre. Les *divisions* que la fibre nerveuse éprouve sur son trajet sont dues à autant de dédoublements des faisceaux fibrillaires qui les constituent; en outre, certaines fibrilles peuvent se détacher du tronc principal en formant des *collatérales* ou « paraxones ». A sa terminaison, la fibre nerveuse se ramifiera en plusieurs branches qui seront autant de fibrilles ou de faisceaux de fibrilles ; cette *ramification terminale* est une terminaison nerveuse.

II. CLASSIFICATION DES FIBRES NERVEUSES.

Les fibres nerveuses sont souvent réduites à l'élément essentiel, c'est-à-dire à un faisceau de fibrilles plongé dans le neuroplasme; le tout forme un axone ou cylindre-axe. Mais plus souvent encore, elles sont entourées d'une ou plusieurs enveloppes étrangères, empruntées à des cellules ambiantes aux dépens desquelles elles se forment. Toujours cependant les fibres nerveuses

sont nues à leur origine et à leur terminaison; c'est-à-dire qu'elles n'acquièrent leurs enveloppes qu'à quelque distance de la cellule où elles commencent et qu'elles les perdent à quelque distance de l'endroit où elles se terminent (fig. 331).

D'après la présence ou l'absence de gaines enveloppantes on peut distinguer : d'abord des *fibres nues* et des *fibres à gaine*. Sont dépourvues d'enveloppes engainantes les fibres à gaine à leur origine et à leur terminaison, les fibres d'un grand nombre d'Invertébrés, celles de l'Amphioxus et celles du système nerveux central des Cyclostomes. Les fibres à gaine à leur tour se partagent en deux catégories, selon qu'elles possèdent ou non une enveloppe très particulière qu'on appelle la *gaine de myéline* ; on distingue ainsi les *fibres amyéliniques* et les *fibres myéliniques*. Les *fibres amyéliniques*, dites *fibres grises*, *fibres pâles*, *fibres de* Remak, sont très répandues chez les Invertébrés, forment les nerfs périphériques des Cyclostomes et constituent une part plus ou moins importante des nerfs des Vertébrés supérieurs. Les fibres myéliniques se divisent à leur tour en deux sections : les *fibres myéliniques proprement dites* et les *tubes myéliniques* ou *tubes nerveux*; ces derniers forment la partie la plus considérable des nerfs des Vertébrés supérieurs.

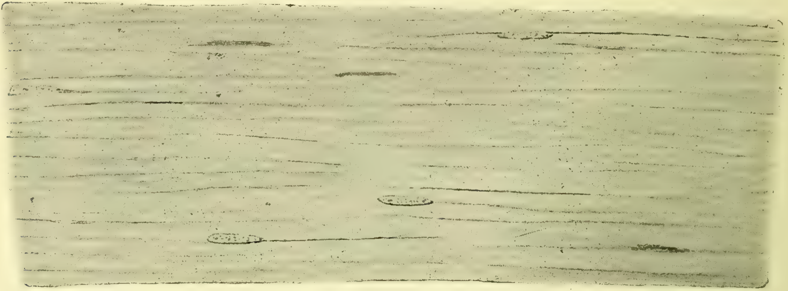


Fig. 332. — *Portion du nerf du peigne chez un Scorpion* (Scorpio europæus L.). × 500.



Fig. 333.— *Fibres de Remak du cordon sympathique chez le Hérisson* (Erinaceus europæus L.). × 500.

Les *fibres nues*, réduites à l'axone, offrent plusieurs caractères qui permettent, dans une certaine mesure, de les distinguer d'autres éléments filamenteux.

Elles ont un aspect variqueux qu'on a considéré longtemps comme caractéristique et comme un attribut naturel de l'axone. En réalité, cependant, l'état variqueux est un artifice de préparation ; il est dû à ce que, sous l'influence des réactifs, la partie fluide du neuroplasme interposé aux fibrilles

s'accumule en certains points où se dessinent les renflements variqueux. Le second caractère est un caractère de coloration ; l'axone retient avec élection certains réactifs colorants, le bleu de méthylène par exemple, appliqués sur le tissu vivant. Cette réaction, toutefois, n'est pas caractéristique ; car d'autres tissus que le tissu nerveux jouissent aussi de la propriété de fixer le bleu de méthylène. Un seul caractère, d'une constatation malheureusement



FIG. 334. — *Coupe transversale d'un faisceau du nerf sciatique de l'Homme.*
tn, tubes nerveux à myéline. — *fr*, fibres amyéliniques ou de Remak. — *tc*, tissu conjonctif interne. — *pe*, enveloppe conjonctive du faisceau nerveux ou périnèvre. × 250.

difficile, qui soit physiognomonique, c'est la présence de fibrilles distinctes. On comprend que, dans ces conditions, la diagnose des fibres nerveuses nues présente, chez les Invertébrés par exemple, de grandes difficultés.

Parmi les fibres à gaine, les *fibres amyéliniques* sont les plus simples, parce qu'elles sont formées par l'axone, entouré seulement d'une gaine mince semée de noyaux, le *névrilemme ou gaine de* SCHWANN. Le névrilemme est une membrane très mince, anhiste, sur laquelle sont appliqués, de distance en distance, des noyaux allongés. Une coupe longitudinale d'un nerf d'Invertébré, formé de fibres amyéliniques, le montrerait, à un faible grossissement, sous l'aspect d'un cordon strié et nucléé (fig. 332). En coupe transversale, ce nerf offrirait de nombreux petits cercles correspondant chacun à une fibre nerveuse, auxquels seraient accolés çà et là

des noyaux. Les fibres amyéliniques des Vertébrés, plus connues sous le nom de *fibres de* Remak, ont aussi reçu les noms de « fibres pâles » ou « grises », parce qu'étant dépourvues de myéline, elles manquent ainsi de la blancheur éclatante que les fibres myéliniques doivent à la présence de cette substance. Sur des nerfs dissociés, les fibres de Remak se présentent sous la forme de rubans pâles, de structure fibrillaire, anastomosés en un réseau à mailles allongées, et portant à leur surface des noyaux allongés, les noyaux du névrilemme (fig. 333). Chaque ruban fibrillé représente soit un seul axone formé de fibrilles juxtaposées (Ranvier), soit plusieurs axones accolés à l'intérieur de la même gaine (Schiefferdecker). Ces fibres de Remak constituent en majorité les nerfs du système sympathique et entrent pour une faible part dans la constitution des nerfs ordinaires, qui sont formés surtout de nerfs à myéline. Nous n'aurons qu'à examiner la coupe transversale d'un nerf (fig. 334), pour juger comparativement et de l'aspect très distinct qu'y offrent les fibres de Remak et les tubes nerveux et de la proportion très différente de ces deux éléments constitutifs du nerf.



Fig. 335. — *Tubes nerveux du nerf sciatique d'un Crapaud* (Bufo vulgaris Laur.).

a, axone. — *m*, myéline. — *n*, noyaux du névrilemme. — *e*, étranglements annulaires. Ac. osmique. × 80.

III. Fibres a gaine myélinique (tubes nerveux).

Les fibres myéliniques se distinguent des précédentes par leur coloration blanche et leur réfringence, qu'elles doivent, ainsi que les nerfs qu'elles forment, à la présence de la *myéline*.

La matière désignée par les histologistes sous le nom de « myéline » paraît formée en majeure partie par des *protagons*, substances azotées riches en phosphore, caractéristiques de la substance nerveuse blanche, et dont la constitution, bien qu'encore incomplètement connue, est certainement très complexe.

Les protagons donnent, comme produits de décomposition des lécithines, un peu d'acides gras et de graisses ; puis un groupe de substances azotées spéciales, la *cérébrine*, la *cérasine* ou « homocérébrine », et la *céphaline*, qui sont dépourvues de phosphore et renferment des molécules de sucres (galactose, etc.) dans leur constitution. C'est aux lécithines que sont dues

les « formes myéliniques », sortes de boules réfringentes qu'on voit se former par fractionnement de la myéline dans certains états de dégénérescence ou de décomposition. La présence des lécithines et des corps gras communique à la myéline une apparence assez semblable à celle des graisses ; insolubles dans l'eau, elles se dissolvent dans l'éther et se colorent en noir par l'acide osmique qu'elles réduisent. On a cru pendant longtemps que seules les fibres nerveuses des Vertébrés possédaient une gaine de myéline. On sait aujourd'hui que beaucoup de fibres d'Invertébrés sont entourées par une gaine de myéline bien distincte et abondamment pourvues de cette substance. Tel est le cas pour les gros tubes nerveux de *Palæmon*, *Squilla* et d'autres Arthropodes et surtout pour les « neurochordes » du Lombric et des autres Annélides, c'est-à-dire pour ces tubes de dimensions énormes qui chez ces animaux accompagnent la chaîne nerveuse ganglionnaire. Il est même probable, d'après quelques auteurs, que le névrilemme contient chez tous les Invertébrés une proportion plus ou moins forte de myéline.

Mais, là où la gaine de myéline atteint son plus haut développement, c'est autour des fibres nerveuses qui composent les nerfs des Vertébrés. Ces nerfs sont en majorité composés de *tubes nerveux* ou *tubes myéliniques*, c'est-à-dire de fibres dans lesquelles l'axone est contenu à l'intérieur d'une gaine de myéline doublée en dehors par le névrilemme proprement dit ou gaine de Schwann.

Dans ces tubes, dont nous ferons une étude un peu détaillée, nous aurons donc à examiner successivement l'axone, de la gaine myéline et le névrilemme.

Nous pourrons nous rendre compte de l'existence de ces trois parties constitutives sur des nerfs traités par l'acide osmique, colorés par le picrocarmin et dissociés (fig. 335). Le ruban grisâtre qui court dans l'axe du tube nerveux est l'axone ; la bordure noire qui le limite de chaque côté est formée par la coupe optique de la gaine de myéline ; en dehors de celle-ci nous apercevons une membrane très mince, le névrilemme, ou tout au moins nous trouvons de distance en distance les noyaux allongés qui appartiennent à cette membrane.

L'*axone* ou *cylindre-axe* remplit la cavité du tube nerveux. On a beaucoup discuté autrefois sur sa constitution, et on avait été jusqu'à le considérer comme liquide et homogène. Mais, aujourd'hui, différents procédés permettent de mettre aisément en évidence sa *constitution fibrillaire* (fig. 336). Les fibrilles plus ou moins nombreuses qui le forment essentiellement sont plongées dans une « substance interfibrillaire », dite aussi « axoplasma », et « neuroplasma », qui, d'une part, s'insinue entre les différentes fibrilles (axoplasma interfibrillaire), d'autre part, forme autour du faisceau de fibrilles une écorce protoplasmique (axoplasma périphérique).

La *gaine de myéline*, appelée aussi « moelle nerveuse », « gaine médullaire », peut être considérée comme la couche la plus interne du névrilemme, qui s'est fortement imprégnée de myéline. Si l'on examine sur une longueur suffisante un tube nerveux, non coloré, ou mieux après coloration de la myéline par l'acide osmique, on voit que le tube nerveux présente de distance en distance des rétrécissements, connus depuis Ranvier, qui les a

découverts, sous le nom d'*étranglements annulaires* de Ranvier (fig. 335). On a donné le nom de *segment interannulaire* à la portion de tube nerveux qui est comprise entre deux étranglements consécutifs. Partout où la fibre nerveuse se divise, il existe un étranglement annulaire. Vers l'extrémité des tubes nerveux, les étranglements sont de plus en plus rapprochés et les segments interannulaires de plus en plus courts.

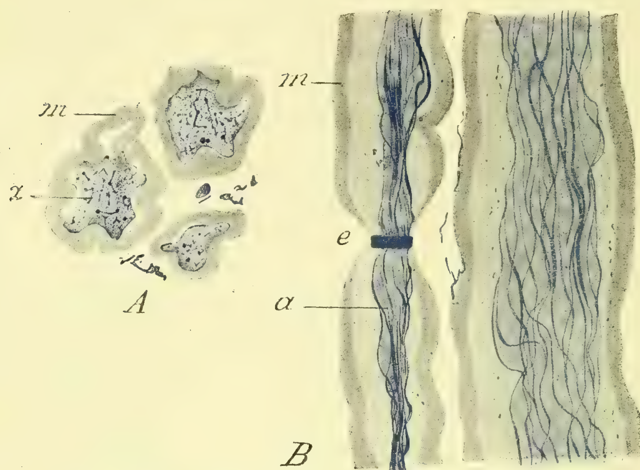


Fig. 336. — *Fibres nerveuses de Grenouille avec la structure fibrillaire de l'axone.*

A, coupe transversale ; les fibrilles sont des points reliés les uns aux autres par un réseau délicat. — B, coupe longitudinale ; les fibrilles sont des filaments légèrement sinueux. — *a*, axone. — *m*, gaine de myéline. — *e*, étranglement annulaire. × 1.000.

L'étranglement annulaire offre plusieurs particularités. D'abord il est dû surtout à ce qu'à son niveau la gaine de myéline cesse d'exister, tandis que seuls

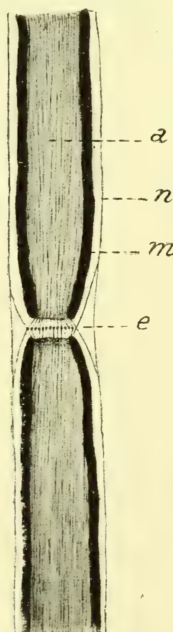


Fig. 337. — *Tube nerveux de la Perche* (Perca fluviatilis Rond) *montrant la plaque cellulaire.*

a, cylindre-axe. — *m*, gaine de myéline. — *n*, névrilemme ou gaine de Schwann. — *e*, étranglement annulaire avec le renflement biconique et la gaine de Schwann. × 750. D'après Gedoelst.

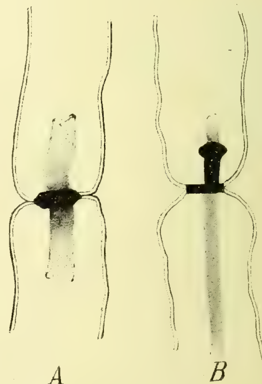


Fig. 338. — *Tubes nerveux de Grenouille. Croix latine et renflement biconique.*

A, croix latine. Bicône occupant la place de l'étranglement et formant la branche transversale de la croix. Branche verticale formée par l'axone imprégné par l'argent. — B, renflement biconique qui, par glissement de l'axone, a quitté le niveau de l'étranglement, démasquant la bande cimentante de l'étranglement. Nitrate d'argent. × 500.

le cylindre-axe et le névrilemme le franchissent pour passer d'un segment interannulaire à un autre; il en résulte un resserrement notable du tube nerveux à cet endroit. L'absence de gaine de myéline au niveau de l'étranglement annulaire désigne cet endroit comme étant le plus directement accessible aux liquides nutritifs et autres où baigne le tube nerveux. C'est ce qui explique que lorsqu'on traite des tubes nerveux par une solu-

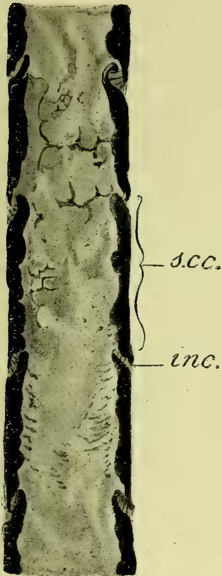


Fig. 339.— *Tube nerveux du nerf sciatique de Grenouille* (Rana temporaria L.).

scc, segments cylindro-coniques. — *inc*, incisures de Schmidt-Lantermann. × 500.

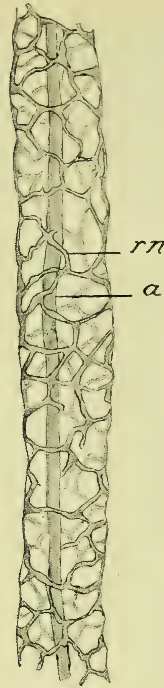


Fig. 340. — *Tube nerveux du nerf sciatique d'un Crapaud* (Bufo vulgaris Laur.) *pour le réseau de neurokératine.*

a, cylindre-axe. — *rn*, réseau de neurokératine. × 370.

tion de nitrate d'argent, le sel se réduit sur l'axone tout d'abord ou même exclusivement à partir de l'étranglement annulaire, en y dessinant les « stries de Frommann ». A l'endroit exact de l'étranglement, on peut obtenir par les réactifs divers aspects. On peut y déceler une espèce de « plaque cellulaire » (voir p. 96) (Gedoelts), formée de petits grains qui sont situés sur des filaments dépendant de l'axone, comme si l'axone était composé de segments placés bout à bout, reliés ensemble au niveau de l'étranglement par des ponts intercellulaires (intersegmentaires) épaissis chacun en un granule (fig. 337). On peut aussi voir se produire, à l'étranglement, une sorte de « renflement biconique » de l'axone, dû vraisemblablement à l'accumulation d'une substance cimentante qui est ici interposée entre le cylindre-axe et le névrilemme. Enfin, divers réactifs et en première ligne le nitrate d'argent peuvent dessiner un trait transversal correspondant à une ligne de ciment qui souderait les deux segments interannulaires; dans le cas où le nitrate

d'argent a été employé, ce trait transversal figure avec le cylindre-axe coloré en noir les deux branches verticale et transversale d'une croix (« croix latine » de Ranvier) (fig. 338).

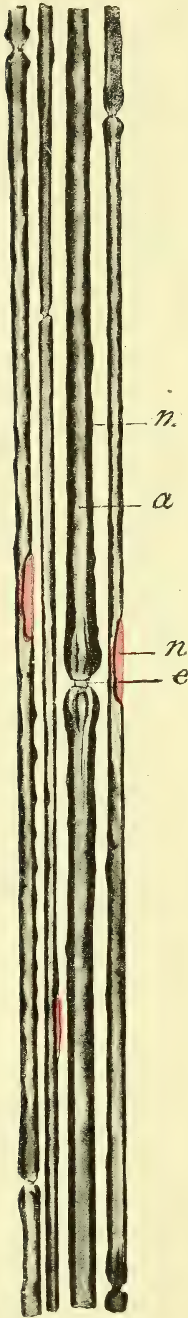


Fig. 341. — *Tube nerveux du nerf sciatique d'un Crapaud* (Bufo vulgaris Laur.).

a, axone. — *m*, myéline. — *n*, noyaux du névrilemme. — *e*, étranglements annulaires. Ac. osmique. × 80.

La gaine de myéline n'est ni continue dans le segment interannulaire, ni formée d'une matière homogène. Elle présente des interruptions de diverses formes. Les plus connues sont des *incisures* obliques (« incisures de Schmidt-Lanterman ») qui entaillent la gaine obliquement de part en part (fig. 339); les tronçons de la gaine de myéline, ainsi découpés et séparés les uns des autres, ont une forme cylindro-conique (« segments cylindro-coniques ») et s'emboîtent les uns dans les autres, reliés ensemble par des fils délicats qui traversent les incisures. Chaque segment cylindro-conique à son tour n'est pas formé d'une gaine continue ; mais la gaine myélinique s'y montre perforée d'ouvertures arrondies ou tout au moins offre des plages amincies circulaires, qui déterminent entre elles un réseau, le « réseau de Lantermann ». Enfin, on connaît sous le nom d' « entonnoirs-spirales » de Golgi-Rezzonico des dispositions très curieuses de la gaine de myéline, consistant en des sortes d'entonnoirs superposés et reliés les uns aux autres.

La gaine de myéline n'est donc pas continue. La substance myélinique n'est pas non plus homogène. Déjà, en se plaçant dans les conditions ordinaires de l'observation, on peut reconnaître dans la substance myélinique un réseau, que des méthodes spéciales permettent de faire ressortir avec la plus grande netteté. Si, en effet, on traite un tube nerveux par l'éther et l'alcool, suivant le procédé de Waldstein-Weber, on dissout la myéline dans sa plus grande partie, et il reste un réseau qui a résisté à l'action de ces dissolvants et qu'on appelle le *réseau de neurokératine* ou « réseau de Kühne-Ewald » (fig. 340). Il est formé d'une substance résistante, d'une kératine nerveuse, qui sert de charpente de soutien à la myéline ; cette substance serait déposée dans les mailles du réseau neurokératique ; les fils qui unissent les segments cylindro-coniques, ceux des entonnoirs-spirales seraient des dépendances du réseau de neurokératine. A son tour celui-ci ne serait, pour certains auteurs, qu'une émanation du névrilemme.

Le *névrilemme* ou *gaine* de Schwann est une membrane très mince, anhiste. Au niveau de l'étranglement annulaire elle paraît se continuer sans interruption d'un segment à l'autre, mais il est plus probable, d'après des recherches récentes, qu'elle s'invagine en dedans, en se prolongeant entre la muqueuse et l'axone. A sa face interne sont appliqués des noyaux, dits *noyaux du névrilemme* ou « de la gaine de Schwann ». Ces noyaux, très

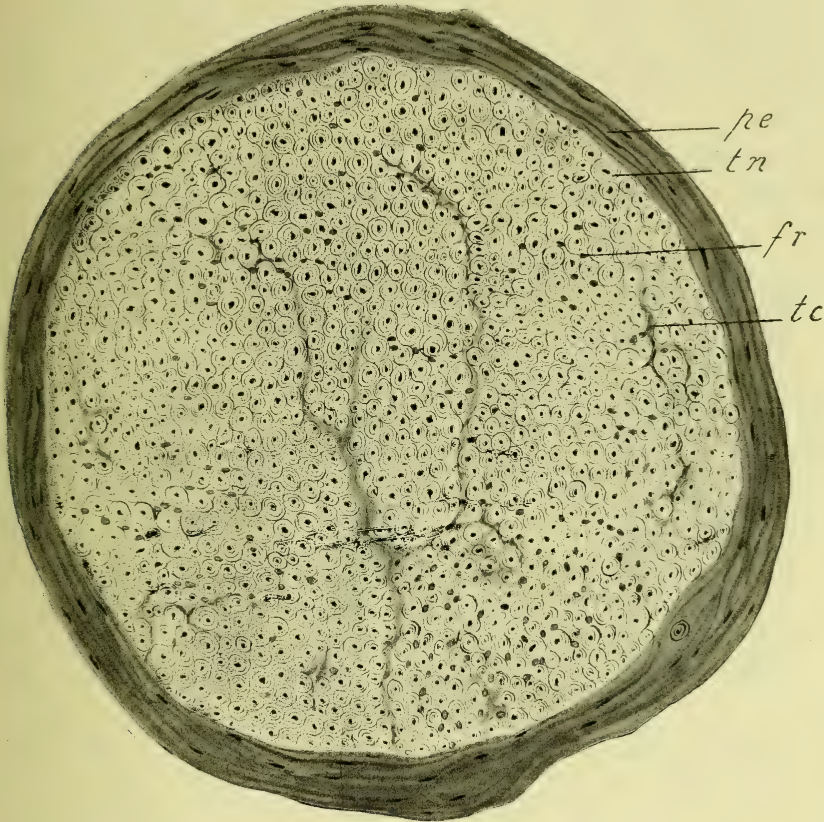


Fig. 342. — *Coupe transversale d'un faisceau du nerf sciatique de l'Homme.*
tn, tubes nerveux. — *fr*, fibres de Remak. — *pe*, périnèvre. — *tc*, tractus de tissu conjonctif intra-fasciculaire. × 250.

allongés, sont serrés entre le névrilemme et la couche myélinique. Chez les Poissons, il peut y en avoir plusieurs dans chaque segment interannulaire ; chez les Vertébrés supérieurs, il n'en existe qu'un seul, situé à égale distance des deux étranglements (fig. 341).

Les tubes nerveux sont de calibre très inégal, variant de 1 à 20 μ chez les Mammifères. On avait cru autrefois que ces variations tenaient à la nature physiologique différente des fibres nerveuses, motrice ou sensitive. Mais on sait aujourd'hui que le calibre du tube est en rapport avec la longueur, et que les plus longues fibres sont aussi les plus grosses, et celles qui sont en rapport avec les plus grosses cellules nerveuses. Ainsi il existe chez les

Poissons des fibres nerveuses dites « fibres de Mauthner », qui sont très longues, vu qu'elles mettent en relation divers territoires sensoriels de la tête avec la moelle épinière, et qui émanent de cellules colossales ; elles sont aussi très épaisses, et leur diamètre peut dépasser 100 μ. On se rendra bien compte sur des coupes transversales d'un nerf des différences de calibre entre les divers tubes (fig. 342).

IV. Développement des fibres nerveuses.

Le développement des fibres nerveuses mérite une courte description, parce qu'il peut éclairer la signification des fibres nerveuses et celle des parties qu'elles contiennent ; malheureusement, il y a encore contradiction sur les points essentiels.

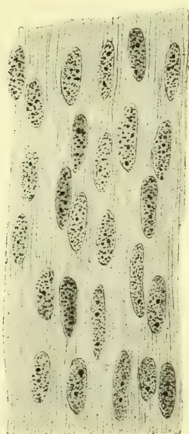


Fig. 343. — *Nerf sciatique d'un jeune embryon de Mouton (longueur 15cm.)* × 250.

Les nerfs se présentent chez de jeunes embryons sous l'aspect de cordons striés, parsemés de noyaux, ressemblant ainsi aux nerfs amyéliniques, à ceux des Invertébrés par exemple (*stade amyélinique*) (fig. 343). On sait que les stries sont l'indication des nombreux axones qui entrent dans la constitution du nerf, et que les noyaux deviendront plus tard les noyaux du névrilemme. Mais ce qui est essentiel, c'est-à-dire la constitution exacte du nerf embryonnaire, est encore l'objet de controverses. Dans l'opinion classique, en harmonie avec la théorie du neurone, on admet que les *axones du nerf embryonnaire sont les prolongements de cellules nerveuses* qui les ont formés, et que les noyaux appartiennent à des cellules étrangères aux axones, c'est-à-dire à des cellules conjonctives qui se sont appliquées à la surface des jeunes fibres nerveuses (His, Ranvier, Kölliker) ; c'est une théorie dualiste (fig. 344, A). Pour d'autres au contraire (Balfour, Beard, Dohrn, Chiarugi, Raffaele, Levi, Apathy), les *nerfs embryonnaires sont formés par des chaînes de cellules particulières cellules neuroformatives*, « cellules nerveuses » d'Apathy, distinctes et indépendantes des cellules nerveuses des auteurs, qui sont placées bout à bout (B^1), ou bien plutôt sont représentées par un protoplasma symplastique semé de noyaux (B^2) ; en tout cas ces nerfs ont une origine indépendante des cellules nerveuses et sont produits par des cellules spéciales ; de plus, axones et noyaux ne sont pas des éléments étrangers l'un à l'autre, mais font partie d'une seule et même ébauche (théorie uniciste).

Plus tard, la myéline se dépose autour de l'axone, et les nerfs prennent de plus en plus l'aspect définitif (*stade de myélinisation*). Nous aurons sous les yeux l'une des étapes de cette transformation en examinant les nerfs en

voie de développement dans la queue d'un têtard ; l'observation y est rendue facile, parce que les fibres nerveuses y sont isolées. Nous verrons (fig. 345) que les fibres nerveuses paraissent formées de segments fusiformes dont chacun comprend l'axone. Le dépôt de myéline, la formation de l'étui myélinique, débute en des points qui correspondent aux noyaux du névrilemme,

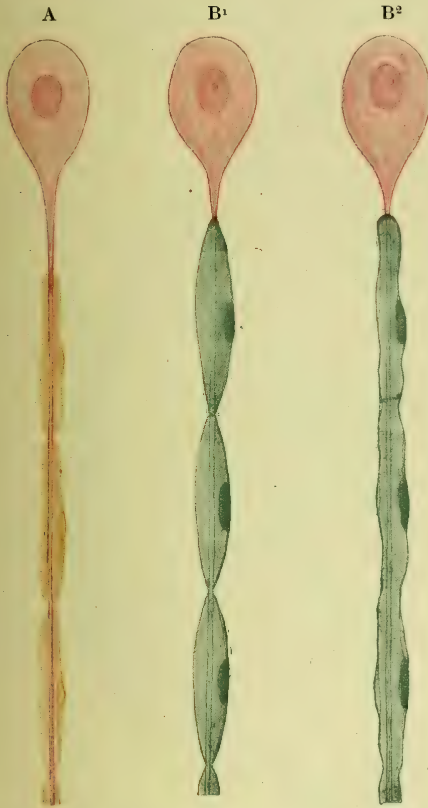


FIG. 344. — *Schéma des opinions relatives à la genèse des fibres nerveuses.*

A, théorie du neurone. — B¹ et B², théorie des cellules neuroformatives. En rose. les cellules nerveuses (cellules ganglionnaires d'Apathy) et leur prolongement, l'axone. — En vert, les cellules neuroformatives (cellules nerveuses d'Apathy) séparées et formant des chaînes cellulaires en B¹, confondues en un symplaste en B². — En jaune, les cellules conjonctives ou mésenchymateuses annexielles qui ne prennent pas part à la production de l'axone.

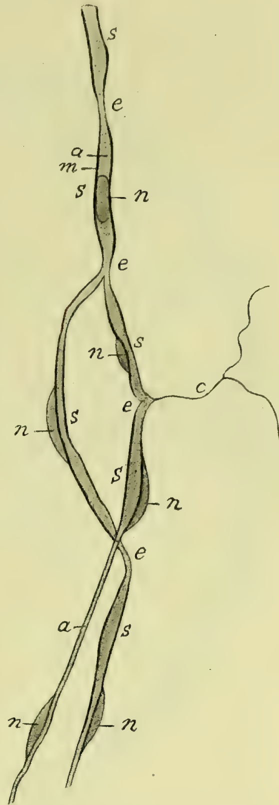


FIG. 345. — *Développement des tubes nerveux dans la queue d'un têtard de Grenouille* (Rana temporaria L.)

s, segments interannulaires. — *e*, emplacement des futurs étranglements annulaires. — *m*, gaine de myéline. — *a*, axone. - *n*, noyaux du névrilemme.— *c*, collatérales (futures ramifications), encore réduites à l'axone, se détachant au niveau des étranglements annulaires. × 200.

et de là se propage dans les deux sens opposés ; la formation myélinique est donc segmentaire. Les segments sont d'abord fusiformes, parce que la couche de myéline est la plus épaisse là où a débuté sa production, et qu'elle va en s'amincissant aux deux extrémités du segment. La myélinisation de la fibre nerveuse faisant des progrès, il arrivera que les segments myéliniques se rejoindront presque et ne seront plus séparés que par des régions annulaires très courtes, qui seront les étranglements annulaires du

tube nerveux définitif, les segments myéliniques étant devenus les segments interannulaires. L'image reproduite par la figure 345 est un fait indéniable d'observation Mais, de même que celle du stade amyélinique, celle de la phase de myélinisation est susceptible de deux interprétations bien différentes. Il y a, d'une part, les dualistes, qui croient que la fibre nerveuse définitive est le résultat du concours de deux ébauches différentes, de l'axone,

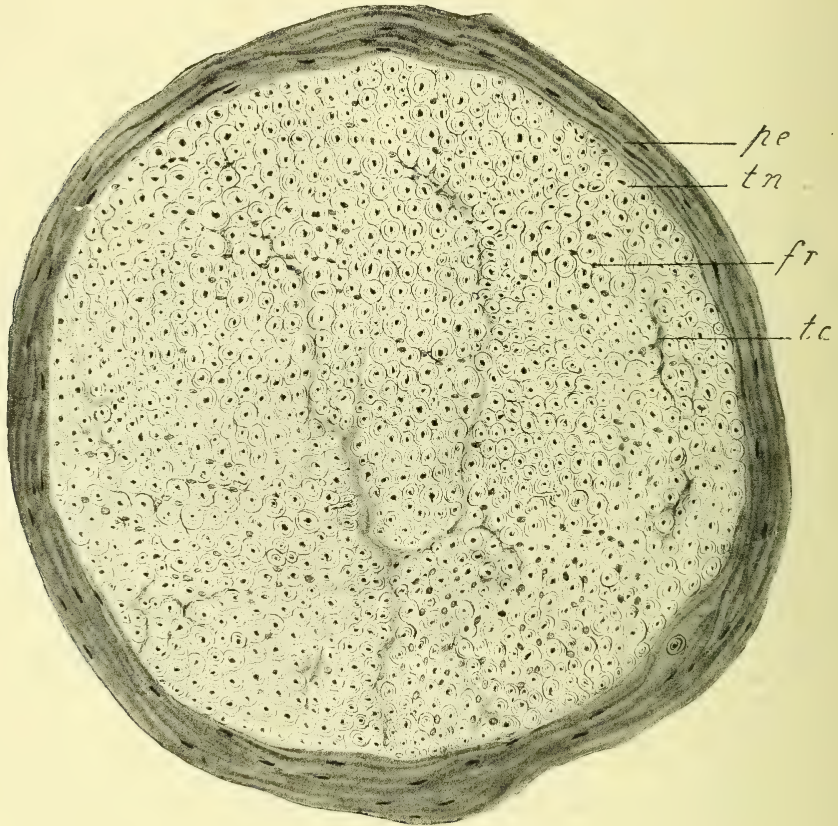


Fig. 346. — *Coupe transversale d'un faisceau du nerf sciatique de l'Homme.*
tn, tubes nerveux — *fr*, fibres de Remak. — *pe*, périnèvre. — *tc*, tractus de tissu conjonctif intrafasciculaire (endonèvre). × 250.

d'origine nerveuse, et de cellules conjonctives qui s'appliquent sur lui et y déposent la myéline, comme Vignal l'a surtout décrit. Ranvier a même comparé schématiquement la cellule conjonctive annexielle de l'axone à une cellule graisseuse qui entourerait la jeune fibre nerveuse et produirait la substance myélinique comme la substance graisseuse forme la graisse. Les unicistes, au contraire, prétendent que dans chaque segment du tube nerveux, l'axone, la myéline sont l'œuvre d'une seule et même cellule, qui est nerveuse, et que l'axone comme la myéline sont formés sur place.

Il nous reste à voir comment les fibres nerveuses s'agencent pour former un *nerf, organe conducteur*. Pour prendre une bonne idée de ce nerf,

une coupe transversale est la plus instructive (fig. 346). Elle montre que, pour former un gros nerf, comme le nerf sciatique, les fibres nerveuses se groupent en faisceaux séparés par du tissu conjonctif les uns des autres et individualisés par du tissu conjonctif modifié, qui forme à chaque faisceau une gaine propre et qui en fait une sorte d'unité conductrice, un nerf élémentaire. Cette gaine, qui est constituée par des lames conjonctives concentriques nucléées, a reçu le nom de *gaine de* Henle ou *périnèvre*. On la retrouve partout où un nerf, fût-il réduit à une seule fibre nerveuse, chemine isolément. Elle ne manque pas non plus autour des nerfs des Invertébrés. De la face interne du périnèvre partent des tractus délicats, formant dans leur ensemble l'*endonèvre*, qui séparent les unes des autres les fibres nerveuses constitutives du faisceau.

CHAPITRE IV

Rapports des éléments sensibles. Théories du système nerveux.

Les rapports des éléments sensibles s'établissent d'une part avec les éléments voisins, d'autre part entre eux. L'importance des rapports de la seconde catégorie est très grande, parce que les relations réciproques des éléments sensibles sont la base des théories qui ont été émises sur le fonctionnement des éléments nerveux, bref des théories du système nerveux.

Article premier. — RELATIONS DES ÉLÉMENTS SENSIBLES AVEC LES ÉLÉMENTS ÉTRANGERS

I. Tissu de soutien et membranes protectrices

A. **Tissu de soutien mésenchymateux.** — La cellule nerveuse est nue, dépourvue de membrane d'enveloppe. Mais, très souvent, le tissu mésenchymateux ou conjonctif du voisinage s'organise autour d'elle en une *enveloppe protectrice* ou *capsule*, qui est formée d'un ou plusieurs feuillets, sur lesquels sont appliqués des noyaux appartenant aux cellules qui composent cette capsule. Tel est le cas pour les cellules des ganglions spinaux et sympathiques (fig. 347).

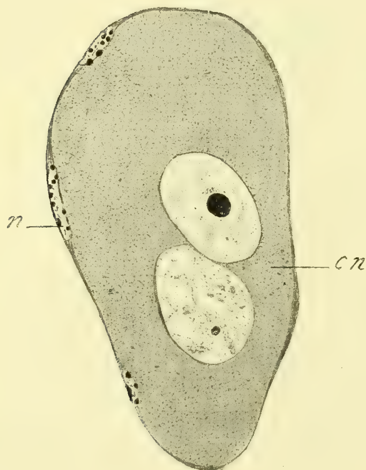


Fig. 347. — *Cellule nerveuse du ganglion cervical supérieur dans le sympathique du Lapin, avec enveloppe conjonctive nucléée.*

cn, cellule nerveuse. — *n*, noyaux de l'enveloppe conjonctive. × 370.

Nous connaissons le tissu conjonctif qui entoure le nerf, ou périnèvre, celui qui le pénètre ou endonèvre. Nous savons que même les cellules du névrilemme et la myéline ont été attribuées par la plupart des auteurs à des cellules mésenchymateuses qui se seraient appliquées secondairement sur les axones, sur les fibres nerveuses.

Non seulement les cellules nerveuses et les tubes nerveux sont entourés, mais ils sont même pénétrés par des éléments mésenchymateux étrangers. D'après les observations d'Adamkiewicz et de Holmgren, des capillaires sanguins s'enfoncent dans le corps cellulaire même des cellules nerveuses.



Fig. 348.— *Cellule nerveuse d'un Gastropode* (Helix pomatia L.) *pénétrée par des éléments névrogliques. cn*, cellule nerveuse. — *n*, son noyau. — *ne*, cellules névrogliques, dont l'une envoie des prolongements dans le cytoplasme de la cellule nerveuse. × 370.

Les canaux que renferme aussi ce corps cellulaire ne seraient, d'après Holmgren, que des canalicules lymphatiques qui du dehors auraient pénétré à l'intérieur de la cellule. Le même auteur et Bochenek ont enfin montré que les cellules nerveuses et les tubes nerveux sont traversés d'outre en outre par des éléments venus de l'extérieur, qui du reste appartiennent plutôt à la catégorie dont il va être maintenant question.

B. **Tissu de soutien épithélial.** — Nous décrirons sous le nom de névroglie et nous étudierons plus loin (Livre VIII) un tissu de soutien d'origine épithéliale et ectodermique comme le tissu nerveux lui-même, qui contracte avec les éléments sensibles des relations souvent très étroites.

Ce tissu forme, comme on le verra plus tard, une charpente de soutien aux éléments des centres nerveux qui sont logés dans ses mailles. De plus, d'après certaines observations, entre autres de Rohde, les éléments névrogliques contracteraient avec les cellules nerveuses des rapports plus intimes encore et pénétreraient dans leur intérieur. Holmgren et Bochenek ont récemment observé que les éléments de soutien, sans doute névrogliques, qui entourent les cellules et les fibres d'*Helix* et des Vertébrés, envoient des prolongements et pénètrent eux-mêmes dans les éléments nerveux (fig. 348).

II. Relations avec les éléments réactionnels. terminaisons nerveuses.

Les cellules nerveuses motrices se mettent en rapport par des fibres nerveuses avec les éléments variés chargés de réagir et se terminent sur ces éléments. Les *terminaisons nerveuses* se font au niveau d'éléments très divers, des cellules musculaires, des éléments électriques, des cellules glandulaires, des cellules pigmentaires, etc. Il y a donc des terminaisons nerveuses *musculaires*, *électriques*, *glandulaires*, *pigmentaires*, et des *nerfs moteurs* musculaires, électriques, etc.

Les excitations apportées par ces nerfs produiront des réactions variées,



Fig. 349. — *Cellule pigmentaire de la peau de la tête du Brochet et ses nerfs.*
Sphère attractive figurant une tache claire centrale. Noyaux représentés par deux taches claires elliptiques, situées excentriquement. Nerfs en noir; ceux de la face de la cellule tournée vers l'observateur, en noir plus foncé; ceux de la face opposée en gris; passage en certains points x des nerfs de l'une des faces à l'autre. — a, a, extrémités des nerfs supposées sectionnées. Demi-schématique. Liq. de Golgi. D'après Ballowitz.

une contraction musculaire, un dégagement d'électricité, une sécrétion glandulaire; la spécificité de la réaction tenant non pas à la nature musculaire, ou glandulaire de la fibre nerveuse, mais bien à celle de l'élément réaction-

nel qui répond chacun suivant sa manière propre à l'excitation nerveuse. Parmi ces terminaisons nerveuses, celles des cellules pigmentaires (fig. 349) ont un intérêt général qui doit être signalé dès à présent. On inclinait à penser que, pour pouvoir réagir, seules réclamaient une excitation nerveuse les substances hautement différenciées, telles que musculaire, électrique, glandulaire, et qu'il n'y avait de terminaisons nerveuses possibles que dans les éléments formés de ces substances. En découvrant des terminaisons nerveuses dans les cellules pigmentaires, Ballowitz a montré que les phénomènes de la cellule pigmentaire, qui sont de la plus humble espèce physiologique, la contraction du corps cellulaire, la transformation des granules pigmentaires, ne sauraient avoir lieu sans l'intervention de l'influence nerveuse; ces nerfs pigmentaires sont presque des nerfs protoplasmatiques.

Les diverses terminaisons nerveuses seront étudiées avec les éléments, musculaires, glandulaires et autres, au niveau desquels elles se font; car il est indispensable pour comprendre la terminaison nerveuse, c'est-à dire la relation qui s'établit entre les deux éléments en présence, la fibre nerveuse et l'élément réactionnel, de connaître également bien l'un et l'autre. Mais nous devons indiquer dès à présent les caractères généraux d'une terminaison nerveuse réactionnelle.

La terminaison se fait par des axones nus (fig. 350); la fibre nerveuse se dépouille donc, avant d'entrer en rapport avec l'élément terminal, de toutes ses enveloppes. Elle a lieu par des branches en général multiples, qui résultent de la division répétée de l'axone et de sa décomposition en ses fibrilles constitutives. Il n'est pas encore absolument établi si ces branches ultimes de ramification demeurent indépendantes les unes des autres, comme on l'observe le plus souvent, ou si elles ne s'anastomosent pas parfois en un réseau. Une question très importante n'est pas résolue non plus : celle de savoir si la fibre nerveuse terminale s'applique simplement sur l'élément réactionnel, fibre musculaire ou cellule glandulaire, s'il n'y a entre l'une et l'autre que des relations de contact; ou bien si les dernières ramilles de la fibre nerveuse pénétrant l'élément se continuent avec la substance même de celui-ci; si, en somme, la terminaison nerveuse est élémentaire ou substantielle.

Article 2. — RAPPORTS DES ÉLÉMENTS SENSIBLES ENTRE EUX THÉORIES DU SYSTÈME NERVEUX

I. Rapports morphologiques

Les rapports qui unissent les éléments nerveux peuvent être envisagés à un triple point de vue : comme rapports morphologiques, fonctionnels et trophiques.

Les rapports morphologiques à leur tour doivent être examinés successivement, à la période de développement et à la période d'état du système nerveux. Quels sont les rapports génétiques entre les éléments sensibles, particulièrement entre les cellules et les fibres nerveuses? Quelles sont ensuite les relations qui unissent les éléments sensibles en un système con-

nexe ? Voilà les deux questions en lesquelles se décompose l'étude morphologique.

A. **Rapports génétiques. Les deux théories de l'origine des fibres nerveuses. La cellule nerveuse, centre génétique de la fibre nerveuse.** — Pour ce qui est des rapports génétiques, nous savons que deux explications opposées se trouvent en présence, sur l'origine des fibres nerveuses : l'une qui les fait provenir des cellules nerveuses, l'autre qui les fait naître indépendamment de ces dernières.

Deiters, en découvrant le prolongement cylindre-axile, puis Bidder et Kupffer avaient émis autrefois l'idée que l'axone qui entre dans la constitution d'une fibre nerveuse était une émanation directe de la cellule ner-

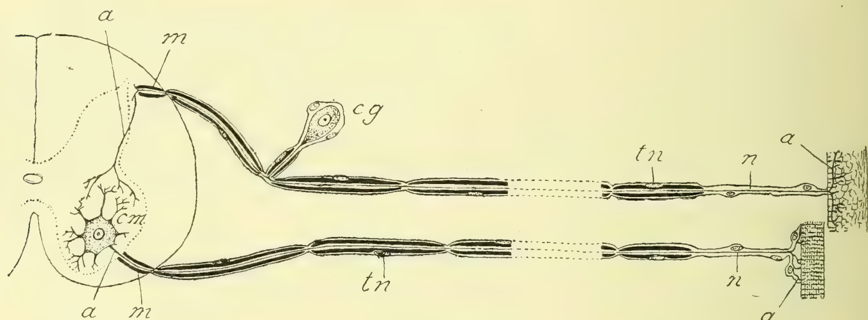


Fig. 350. — *Schéma de la constitution d'une fibre nerveuse depuis son origine jusqu'à sa terminaison.*
cm, cellule motrice de la moelle épinière. — *cg*, cellule sensible d'un ganglion spinal. — *a*, portions des fibres nerveuses sensible et motrice qui sont réduites à l'axone nu : ce sont la terminaison centrale de la fibre sensible dans la moelle épinière, sa terminaison périphérique dans l'épiderme ; l'origine de la fibre motrice dans son trajet à l'intérieur de la substance grise de la moelle, sa terminaison sur une fibre musculaire. — *m*, *m*, portions des fibres sensible et motrice comprises dans la substance blanche de la moelle épinière, ou portions myéliniques. — *n*, *n*, portions amyéliniques revêtues seulement par le névrilemme. — *tn*, parties ayant la structure d'un tissu nerveux complet avec les étranglements annulaires et les segments interannulaires. Imité de Mathias Duval.

veuse. His fit sur l'embryon humain des recherches histogénétiques précises, montra comment les jeunes cellules nerveuses ou neuroblastes poussent peu à peu les prolongements qu'elles offriront plus tard, l'axone d'abord, les dendrites ensuite, comment l'axone croît ensuite de proche en proche à travers le corps de l'embryon, sans s'anastomoser nulle part avec les éléments voisins, vers le point où il devra se terminer définitivement. Les observateurs qui vinrent ensuite, travaillant avec une autre méthode, avec le procédé chromo-argentique, Ramon y Cajal, Kölliker, von Lenhossèk, Retzius, van Gehuchten, confirmèrent les lignes principales de ce processus, c'est-à-dire l'origine de la fibre nerveuse sur une cellule nerveuse, l'indépendance des fibres nerveuses et, par suite, celle aussi des cellules nerveuses dont elles proviennent (fig. 351, A). Comme conclusion générale, la *cellule nerveuse est le centre génétique de la fibre* ; elle forme la fibre, et chaque cellule nerveuse avec la fibre qu'elle a formée est une unité, une individualité, un neurone. Ces définitions, que l'on voit aujourd'hui inscrites en tête de tout chapitre d'histologie nerveuse : « La cellule nerveuse est celle qui émet une fibre nerveuse » — « La fibre nerveuse est celle qui émane d'une

cellule nerveuse », ces définitions de l'une par l'autre, auprès desquelles toute caractéristique de l'une sans l'autre est accessoire, sont des conquêtes embryologiques dues surtout à His et à Kölliker. C'est l'embryologie qui a sinon créé, du moins validé ces définitions, déjà posées sans elle par Deiters et ses successeurs, et qui a établi la notion de l'étroite dépendance où sont mutuellement la cellule et la fibre nerveuses, en même temps que celle de l'indépendance des cellules nerveuses entre elles. C'est à l'embryologie que la doctrine du neurone doit la plus solide peut-être de ses fondations.

En face de cette théorie génétique s'est dressée celle qui nie au contraire toute relation d'origine entre cellules et fibres nerveuses (fig. 351, B). Selon une ancienne conception de Schwann, renouvelée par Balfour, Dohrn, Chiarugi, Beard, Apathy, etc., les fibres nerveuses sont formées sur place aux dépens de chaînes cellulaires dont la soudure donne lieu à une fibre nerveuse continue (axone et enveloppes) ; aucun de ces auteurs n'a toutefois bien montré la transformation des chaînes cellulaires en nerfs définitifs. Sur un autre terrain que le terrain embryologique, Paladino a de même affirmé que l'axone n'est pas une fibre continue, émanation de la cellule nerveuse, mais qu'il est formé d'articles placés les uns à la suite des autres. Apathy a formulé nettement l'opposition entre les cellules nerveuses et les éléments des chaînes cellulaires, producteurs des fibres nerveuses. Les cellules ectodermiques, en effet, desquelles dérive le système nerveux, fournissent par leur différenciation trois sortes d'éléments : les « cellules nerveuses », les « cellules ganglionnaires », les « cellules gliales » ou « de soutien ». Laissant de côté ces dernières, qui ne nous intéressent pas pour le moment, les cellules ganglionnaires d'Apathy sont les cellules nerveuses des auteurs, et les cellules nerveuses sont les éléments producteurs des

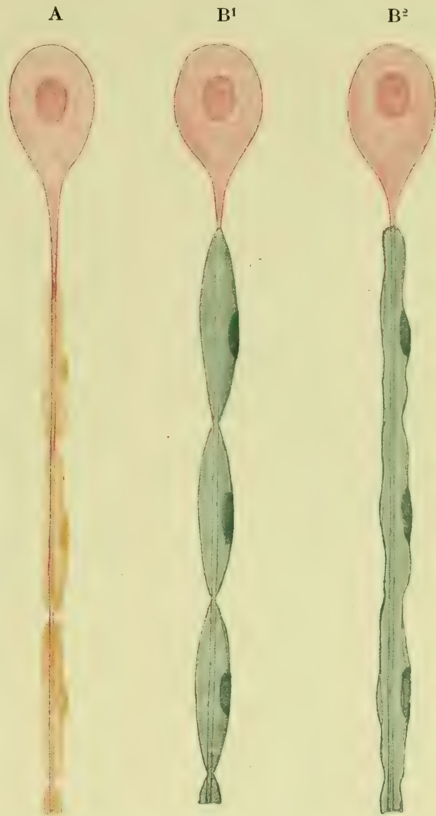


Fig. 351. — *Schémas montrant le mode de formation et la signification des fibres nerveuses dans la théorie du neurone et dans la théorie des cellules neuroformatives.*

A, théorie du neurone. La cellule nerveuse émet une fibre nerveuse sur laquelle s'appliquent des cellules conjonctives du voisinage. — B^1 et B^2, théorie des cellules neuroformatives. La fibre nerveuse n'est pas le produit, mais seulement le prolongement de la cellule nerveuse ou cellule ganglionnaire ; elle se forme aux dépens de cellules nerveuses spéciales ou neuroformatives (B^1), ou d'une bande protoplasmique nucléée qui équivaut à ces dernières (B^2).

fibres nerveuses. Ce sont ces cellules nerveuses, disposées bout à bout en une chaîne ininterrompue, qui produisent les fibrilles conductrices nerveuses, de la même façon que nous verrons les cellules musculaires engendrer les fibrilles contractiles musculaires. Ces fibrilles, nées ainsi à l'intérieur des cellules nerveuses, s'accroissent dans deux directions : vers la périphérie d'une part, vers les cellules ganglionnaires du système nerveux central d'autre part. Les chemins qu'elles suivent dans leur allongement ne sont autres que les futurs nerfs, où les fibrilles seront incluses.

Telles sont les deux conceptions opposées qui se disputent actuellement l'explication de la genèse des fibres nerveuses. Il sera nécessaire, avant de se prononcer, de vérifier les faits, jusqu'alors insuffisants, sur lesquels elles s'appuient l'une comme l'autre.

B. **Rapports à l'état adulte. Théories du neurone et du réseau nerveux.** — Avec l'examen des rapports anatomiques qui unissent les éléments sensibles à l'état adulte, nous nous retrouvons en présence des deux théories opposées, dont l'une est la *théorie du neurone* et l'autre la *théorie du réseau nerveux*.

La *théorie du neurone*, qui est aujourd'hui classique, consiste à admettre que les éléments sensibles sont indépendants les uns des autres et forment autant d'individualités, d'unités, les *neurones* ou *neures*, composés chacun par une cellule et par ses prolongements ou fibres. Déjà Meynert, il y a près de vingt ans, se représentait les cellules nerveuses comme autant d'éléments vivants, de gigantesques amibes, qui projettent leurs pseudopodes, pour explorer le milieu extérieur d'une part, et pour le conquérir d'autre part au moyen des appareils musculaires annexés à leurs prolongements moteurs ; les fibres nerveuses étaient les tentacules, les bras préhensiles des cellules nerveuses. L'idée régnante à cette époque était celle d'un système nerveux continu, dans lequel cellules et fibres étaient en relation directe de continuité les unes avec les autres. Nansen, l'illustre explorateur, et Forel, le savant psychologue des Fourmis, furent les premiers à s'élever contre cette conception. Déjà entre les mains de His, l'étude du développement du système nerveux avait donné à la théorie du neurone la base embryologique que nous avons vue, quand l'observation histologique, faite à l'aide des procédés de Golgi et d'Ehrlich, appliqués à l'étude des éléments du système nerveux des adultes, vint confirmer la donnée embryologique. Dans des centaines de mémoires successifs, Ramon y Cajal, Kölliker, Lenhossèk, Retzius, van Gehuchten, Azoulay et bien d'autres, montrèrent que ni les dendrites ni les ramifications du neurite de la cellule nerveuse ne s'anastomosent, contrairement à l'opinion alors en cours, que les ramuscules terminaux des fibres nerveuses ne s'unissent pas en un réseau mais s'entrecroisent en un plexus serré, que si donc l'excitation nerveuse se transmet d'une cellule nerveuse à une autre, c'est à travers un intervalle et en passant du chevelu des ramifications de l'une sur celui de l'autre, que les cellules nerveuses par suite ne se continuent pas, mais s'articulent en quelque sorte les unes avec les autres à leur extrémité, que les cellules nerveuses sont ainsi des individualités, des unités indépendantes, qui n'ont entre elles que des rapports de contiguïté et non de continuité (fig. 352, C). Le système nerveux se composerait donc d'unités autonomes, que Waldeyer appela des neurones, et Baker des neures. Chaque neurone ou neure

comprend : un corps cellulaire ou soma avec son noyau, des prolongements protoplasmiques ou dendrites, et habituellement un seul prolongement nerveux, le neurite ou axone.

La doctrine du neurone avait été précédée de longtemps, comme théorie classique, par la conception d'un réseau nerveux, où tous les prolongements des cellules nerveuses se confondaient, anastomosant ainsi les cellules nerveuses en de multiples connexions. Ce réseau avait d'ailleurs été compris différemment par Gerlach et par Golgi. Le réseau nerveux était formé, d'après Gerlach, par les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses, et par les fibres sensibles des nerfs qui y prenaient naissance (fig. 352, A). Le réseau nerveux de Golgi n'était pas dû aux prolongements protoplasmiques ; il était formé par les fibres sensibles des nerfs

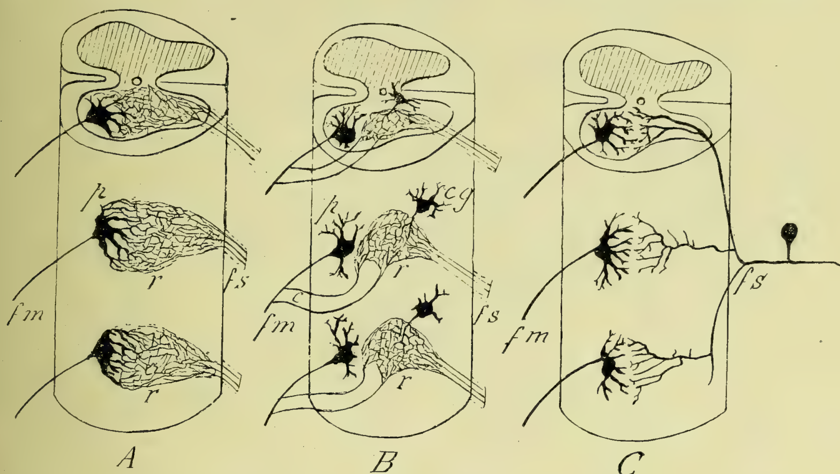


Fig. 352. — *Schémas montrant la composition morphologique de l'arc réflexe dans la moelle épinière des Vertébrés, d'après les théories du réseau nerveux (Gerlach et Golgi), et d'après la théorie du neurone.*
A, réseau de Gerlach. — B, réseau de Golgi. — C, théorie du neurone. — *fm*, fibres motrices. — *fs*, fibres sensitives. — *p*, prolongements protoplasmiques. — *c*, collatérales des fibres motrices. — *cg*, cellules nerveuses particulières ou de Golgi. — *r*, réseau nerveux.

(racines postérieures), par les collatérales émanant des fibres motrices (racines antérieures) et par l'axone très ramifié de cellules nerveuses particulières ; au lieu d'être de nature protoplasmatique, le réseau de Golgi n'était donc composé que par l'anastomose de rameaux cylindre-axiles (fig. 352, B). Les deux conceptions du réseau nerveux ne diffèrent ainsi que par la nature des éléments qui entrent dans la constitution du réseau ; elles admettent en commun que les voies nerveuses conductrices sont continues, les cellules étant unies par leurs prolongements anastomosés en un réseau nerveux. Apathy et Bethe, dans ces derniers temps, se sont élevés de nouveau contre la théorie du neurone, en montrant, par certains procédés, l'existence d'un réseau nerveux, qui, malgré les différences qui le séparent du réseau de Golgi, peut cependant être mis à sa suite, si l'on se place à un point de vue suffisamment large.

Ces réseaux de Gerlach, de Golgi, d'Apathy sont *intercellulaires* ; ils forment entre les cellules nerveuses une sorte de substance fondamentale (fig. 353).

Les recherches récentes de nombreux auteurs (Dogiel, Held, Auer-

BACH, SEMI-MEYER, etc.) ont en outre révélé l'existence de *réseaux péricellulaires*, dont HELD, par exemple, s'est représenté les connexions de la façon suivante. La cellule nerveuse, selon lui, serait entourée, ainsi que ses dendrites, par un véritable « manteau nerveux », qui n'est autre chose que la « surface terminale » d'un ou de plusieurs axones issus d'une ou de plusieurs autres cellules (fig. 353).

Enfin, ce n'est pas seulement entre les cellules nerveuses et autour d'elles qu'existent les réseaux par lesquels elles sont en connexion directe les unes avec les autres. Il y a aussi des *réseaux intracellulaires*, décrits

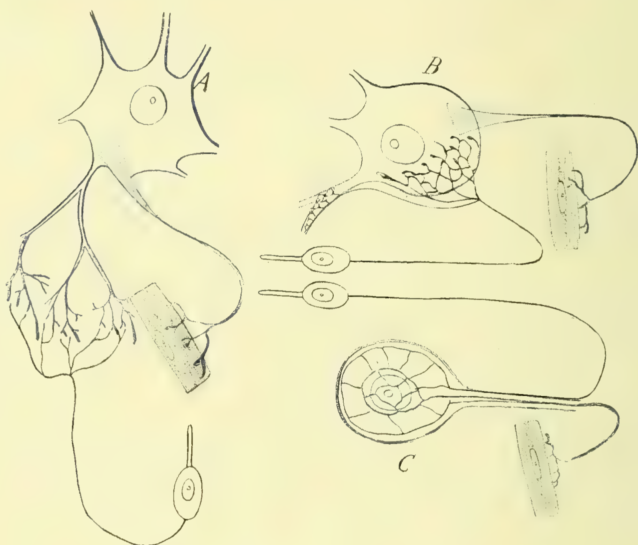


FIG. 353. — *Schémas des réseaux nerveux.*
A, réseau nerveux intercellulaire (selon GOLGI). — B, réseau nerveux péricellulaire (selon HELD et d'autres). — C, réseau nerveux intracellulaire (selon APATHY).

notamment par APATHY, SIMON, BETHE, etc. (fig. 353). Le réseau intracellulaire est le rendez-vous, à l'intérieur de la cellule nerveuse, de fibres afférentes et efférentes, qui s'y comportent, par exemple, selon ce schéma (fig. 354). Des fibres afférentes venues d'une autre cellule, d'une cellule sensible par exemple, pénètrent dans la cellule nerveuse, y forment un réseau intracellulaire cortical ; ce premier réseau s'unit avec un second réseau intracellulaire, central ou périnucléaire, duquel part la fibre afférente qui se rend par exemple à un muscle.

Ces différents réseaux, notamment les réseaux intercellulaires et intracellulaires, APATHY les a reliés par les fibrilles constitutives des nerfs conducteurs eux-mêmes, si bien que depuis la périphérie sensible jusqu'à la périphérie motrice, *les fibrilles conductrices forment une voie ininterrompue, sur le trajet de laquelle sont échelonnées les cellules.* Si nous suivons en effet (fig. 354) un trajet nerveux, en partant d'une cellule sensible périphérique, le trajet commence dans cette cellule par des fibrilles qui se rassemblent en faisceau pour former une fibre nerveuse sensible, un conducteur ; celui-ci gagne le système nerveux central, où il se ramifie en se décomposant en ses fibrilles élémentaires. Celles-ci se continuent par la trame

réticulée ou réseau intercellulaire, qui était connue avant Apathy sous les noms de « substance ponctuée » de Leydig, « neuropilème » de His, et qu'Apathy nomme « réseau élémentaire diffus». De ce réseau élémentaire diffus partent des fibrilles plus fortes qui pénètrent dans une cellule du ganglion nerveux central par son pédicule. Ces fibrilles forment alors un réseau intracellulaire, qui se comporte de deux façons. Dans certaines cellules, qu'on peut considérer comme sensibles, ce réseau est terminal. Dans d'autres, qui sont motrices, ce premier réseau intracellulaire se relie par des branches anastomotiques à un deuxième réseau intracellulaire, plus interne et périnucléaire, duquel naît une grosse fibrille qui se rend au muscle.

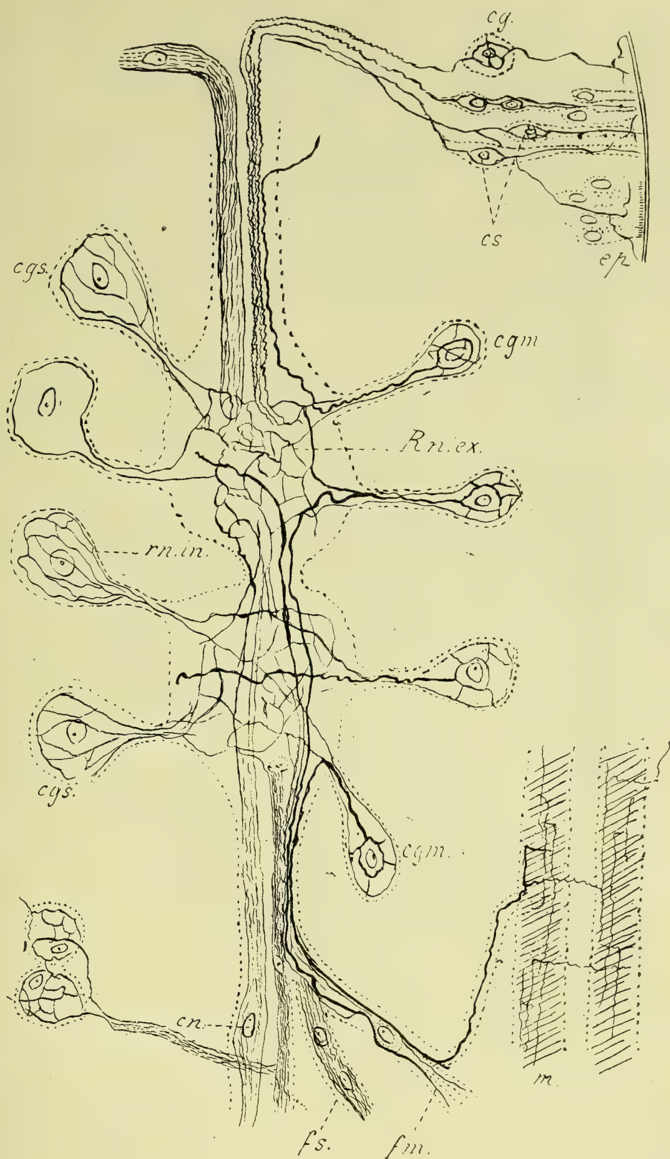


Fig. 354. — *Schéma du trajet des fibrilles nerveuses, de leurs relations avec les cellules des réseaux extracellulaires et intracellulaires dans le système nerveux des Hirudinées.* D'après Apathy.

Il représente un ganglion de la chaîne nerveuse ventrale avec les connectifs qui lui font suite. — *cg*, cellules du ganglion. — *cgs*, cellule sensible du ganglion. — *cgm*, cellule motrice du ganglion. — *cs*, cellule sensible de la périphérie sensible. — *fs*, fibre sensible. — *fm*, fibre motrice. — *m*, deux fibres musculaires représentant la périphérie réagissante. — *rn*, *in*, réseau nerveux intracellulaire formé dans les cellules sensibles *cgs* par des fibres sensibles, formé dans les fibres motrices de deux réseaux : l'un externe, l'autre interne ou périnucléaire, duquel part une fibre motrice. — *cn*, cellule nerveuse proprement dite, formatrice des fibrilles nerveuses.

II. Rapports physiologiques (trophiques et fonctionnels).

A. **La cellule nerveuse, centre**

trophique de la fibre nerveuse. — Les éléments nerveux dont nous venons d'examiner les rapports morphologiques sont les uns vis-à-vis des autres dans des relations physiologiques desquelles dépendent l'intégrité du système nerveux et son fonctionnement; les éléments nerveux ont entre eux des relations trophiques et fonctionnelles.

La cellule nerveuse, ou plutôt son noyau, avec le corps cellulaire qui l'entoure, exerce sur les prolongements qui en partent, jusque dans leurs plus extrêmes ramifications, une action trophique, nutritive, nécessaire à la vie normale de ces prolongements. Aussi ceux-ci, séparés du corps de la cellule, ne tardent-ils pas à dégénérer. La cellule nerveuse est donc un centre de nutrition, un *centre trophique* pour la fibre nerveuse qui en part.

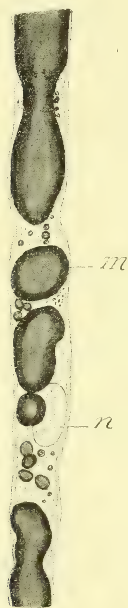


Fig. 355. — *Un tube nerveux du nerf sciatique du Lapin dégénéré (dégénérescence wallérienne).*

Segment périphérique, 50 heures après la section. — *n*, noyau du névrilemme. — *m*, boules de myéline.

L'action trophique des cellules nerveuses sur les fibres est montrée par des expériences fondamentales, qui datent déjà de plus d'un demi-siècle. Waller fit voir que si l'on sépare un nerf des cellules dont il part, les fibres de ce nerf dégénèrent dans le bout périphérique, tandis que le bout central reste intact. Cette dégénérescence a reçu le nom de *dégénérescence wallérienne*. Dans le cas de tubes nerveux à myéline, elle consiste essentiellement dans les faits suivants, mis en évidence par Ranvier, Vanlair et d'autres (fig. 355). La myéline se fragmente en boules ou se résoud en une sorte de poussière; le cylindre-axe s'atrophie; les noyaux du névrilemme prolifèrent et forment des éléments qui résorbent les détritus myéliniques; finalement, il ne reste plus rien de l'ancienne fibre nerveuse.

Nissl, Marinesco, Lugaro ont montré que la section expérimentale d'une fibre nerveuse n'amène pas seulement la dégénération et la disparition du bout périphérique séparé de la cellule nerveuse, mais que cette section ou même une lésion pathologique de la fibre, telle qu'il en survient dans des cas de névrite, retentit encore fâcheusement, par une sorte de « réaction à distance » et en empruntant la voie du bout central resté sain, sur la cellule nerveuse même. Les altérations, qui consistent dans une destruction plus ou moins complète des parties de la cellule et tout d'abord de la substance chromatique du corps cellulaire, ont été désignées sous le nom de « dégénérescence de Nissl ». Si les faits de dégénérescence wallérienne montrent que la cellule est pour la fibre un centre trophique, ceux de la dégéneressence de Nissl permettent de croire que l'intégrité de la fibre n'est pas inutile pour le bon état de la cellule. Dans la théorie du neurone, ces relations trophiques de cellule à fibre s'expliquent très bien. Séparée de la cellule nerveuse qui l'a créée et qui pourvoit au maintien de son état normal, la fibre nerveuse se détruit et meurt comme une branche d'arbre séparée du tronc qui la nourrit. D'autre part, la nutrition de la cellule est atteinte, dans le cas de section ou de lésion de la fibre qui en part, comme celle d'un

corps dont on aurait amputé un membre. En somme, la cellule et la fibre formant un tout, le neurone, les deux parties sont naturellement solidaires l'une de l'autre au point de vue de la nutrition.

B. **La cellule nerveuse comme centre fonctionnel.** — La cellule nerveuse est non pas seulement un centre trophique, mais encore, on l'admet classiquement, un *centre nerveux fonctionnel*. Elle n'est pas simplement le rendez-vous des impressions sensitives qui lui arrivent de la périphérie, mais encore elle est le transformateur de ces impressions. Elle n'est pas que le point de départ des impulsions motrices qu'elle envoie au loin par son axone ramifié, mais elle crée véritablement ces impulsions. On doit la regarder donc non seulement comme un lieu de passage du courant nerveux, mais encore comme le centre d'action, le laboratoire du système nerveux.

Le rôle fonctionnel de la cellule nerveuse est ainsi considéré comme *conducteur* et *producteur*. Sur quels faits s'appuie cette interprétation et quelle idée se fait-on de ce double rôle ?

Deux ordres de faits peuvent servir à prouver que la cellule conduit l'influx nerveux : les uns empruntés à sa situation, les autres concernant sa structure. La cellule nerveuse d'abord, dans un grand nombre d'organes nerveux, tels que la rétine, le bulbe olfactif est, en effet, manifestement située de telle sorte que le courant nerveux ne peut pas ne pas passer par elle, ne pas la traverser. Entrant par l'un de ses pôles, il sort par l'autre.

C'est ce qui a fait dire que toute cellule nerveuse, alors même qu'au point de vue morphologique elle n'aurait pas la forme bipolaire, posséderait du moins fonctionnellement deux pôles, l'un d'entrée, l'autre de sortie, du courant nerveux ; toute cellule nerveuse serait physiologiquement bipolaire. Tout neurone recevrait le courant par ses dendrites, représentant un pôle de réception extrêmement ramifié, l'émettrait et le répandrait au loin par son neurite, pôle d'émission démesurément allongé ; le courant cheminerait dans les premiers dans le sens cellulipète, dans le second dans le sens cellulifuge. C'est là la loi de la *polarisation dynamique*, formulée par Van Gehuchten et Ramon y Cajal.

Il semble indiscutable que dans la cellule mitrale du bulbe olfactif, que dans la cellule pyramidale de l'écorce centrale, que dans tant d'autres cellules il y a deux pôles distincts et deux sortes de prolongements : les uns, les dendrites, cellulipètes, l'autre, l'axone, cellulifuge (fig. 356). En réalité, la loi de la polarisation dynamique ne peut s'appliquer à tous les neurones. En effet, l'axone naissant souvent non directement du corps cellulaire mais d'un dendrite (fig. 357), le tronc de ce dendrite devrait conduire à la fois le mouvement nerveux dans les deux sens, cellulipète et cellulifuge, ce qui parut inadmissible. Aussi Ramon y Cajal crut-il devoir modifier la loi de la polarisation dynamique. On ne doit pas dire, selon lui, que le courant nerveux est cellulipète dans les dendrites, cellulifuge dans l'axone, mais que dans les premiers il est toujours axipète, c'est-à-dire se dirige vers l'axone, dans le second dendrifuge ou somatofuge, c'est-à-dire s'éloigne des dendrites et du corps cellulaire. Le courant nerveux, entré par les dendrites récepteurs et gagnant l'axone par le plus court chemin, évite le corps cellulaire et même une partie des dendrites, qui demeurent ainsi en

dehors du trajet nerveux. C'est même là, d'après Cajal, une loi, qu'il formule « loi de l'économie de temps et de l'horreur de la matière » : le courant nerveux a horreur de la matière protoplasmique à parcourir et prend la voie la plus courte pour gagner du temps. Si la loi de la polarisation dynamique est exacte, ce qui n'est encore pas absolument contredit, la cellule nerveuse devient nécessairement conductrice, puisque le courant, pour passer des dendrites au neurite, doit la traverser.

D'ailleurs, la cellule nerveuse possède en outre la structure de la substance nerveuse conductrice. Nous avons vu en effet qu'elle présente une structure fibrillaire, et que les fibrilles de la cellule nerveuse proprement dite et de ses dendrites font suite à celles de l'axone. Les trajets fibrillaires ont été schématiquement tracés par Ramon y Cajal et mis en évidence dans les dessins naturels d'Apathy et de Bethe (fig. 358, v. fig. 329).

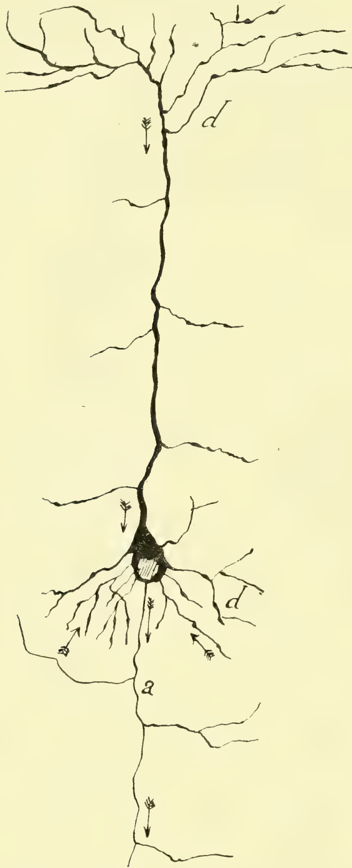


Fig. 356. — *Cellule pyramidale de l'écorce cerébrale d'un Mammifère.*

a, axones. — *d*, dendrites. Les flèches indiquent le sens du courant nerveux, selon la loi de la polarisation dynamique.

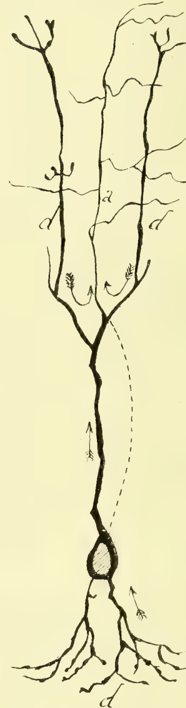


Fig. 357. — *Cellule d'un lobe optique d'un Reptile.*

On voit l'axone *a* naître, nondu corps cellulaire, mais de l'un des dendrites principaux *d*. En pointillé, le trajet économisé par le courant nerveux, quand il vient des dendrites supérieurs pour gagner l'axone. D'après P. Ramon ; emprunté à Ramon y Cajal.

Après avoir envisagé la cellule nerveuse comme conducteur, il faut la considérer à présent comme élément producteur, comme centre fonctionnel d'action dans le système nerveux.

Cette fonction productrice de la cellule nerveuse est plus qu'admise classiquement, elle est presque une notion entrée dans le domaine commun, bien avant qu'on eût des signes certains de l'intervention active de la cellule dans les phénomènes nerveux. De tout temps on a distingué dans le sys-

tème nerveux deux sortes d'éléments, la cellule qui produit le courant nerveux et la fibre qui le conduit. On a aujourd'hui des preuves variées et de valeur très inégale de l'activité cellulaire.

Ces preuves sont empruntées d'abord aux changements de forme et de volume du corps cellulaire et des dendrites dans les divers états physiologiques ou pathologiques du système nerveux. De nombreux travaux (Mann, Lambert, Pugnat, etc.), il résulte que l'activité des cellules nerveuses déterminée par l'excitation fonctionnelle ou par l'excitation galvanique s'accompagne d'une augmentation de volume des cellules, que l'état de fatigue est marqué par le rapetissement du corps cellulaire. Quant aux dendrites, on a constaté sur eux, dans des conditions normales ou pathologiques, deux particularités morphologiques qu'on a attribuées généralement à l'état d'activité de la cellule. Ce sont d'abord les « épines » ou « appendices piriformes » décrits par Cajal et par Mlle Stefanowska, dispositifs auxquels les partisans de la théorie du neurone ont attribué pour rôle d'assurer les contacts entre les dendrites de neurones voisins et dont la présence est pour eux par conséquent un signe d'activité fonctionnelle. C'est en outre « l'état perlé » ou moniliforme des dendrites, que bien des auteurs ont obtenu dans diverses conditions, chez des animaux narcotisés par la morphine ou le chloral, asphyxiés, alcoolisés, surmenés, excités et sortis du sommeil hibernal, influencés en somme de toutes sortes de façons, et auxquels Demoor, Havet et d'autres ont accordé une signification physiologique considérable, comparant même, comme l'a fait Verworn, l'état moniliforme des prolongements dendritiques à celui qu'offrent les expansions pseudopodiques des Rhizopodes contractés.

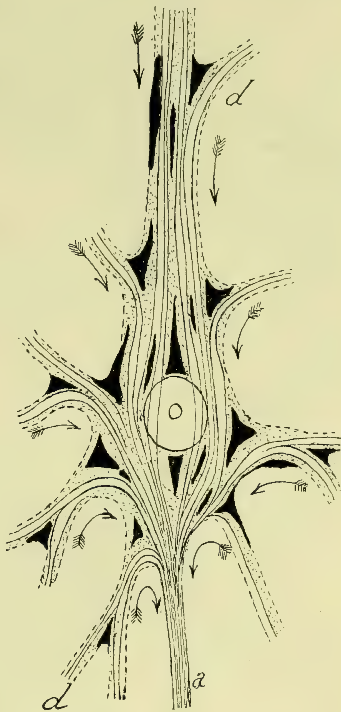


Fig. 358. — *Schéma des trajets fibrillaires et de la marche des courants nerveux dans une cellule pyramidale de l'écorce cérébrale.*

a, axone.— *d*, dendrites. En noir, les corps chromatiques de Nissl. D'après Ramon y Cajal.

Un autre faisceau de preuves, en faveur de la fonction productrice des cellules nerveuses, est tiré des changements structuraux qu'on observe dans les diverses conditions physiologiques et pathologiques et que Lugaro, Marinesco, van Gehuchten ont surtout étudiés. La substance des corps chromatiques diminue dans une cellule nerveuse en état de fatigue, quand, par conséquent, sa puissance fonctionnelle baisse. Il en est de même quand la cellule est empoisonnée par une substance quelconque, le plomb ou une toxine microbienne, et quand sa nutrition et son fonctionnement sont ainsi compromis par le poison, quand elle est altérée par l'hyperthermie, quand elle est en état d'inanition, etc. Ce

phénomène destructif de la substance chromatique a reçu le nom de chromatolyse (fig 359).

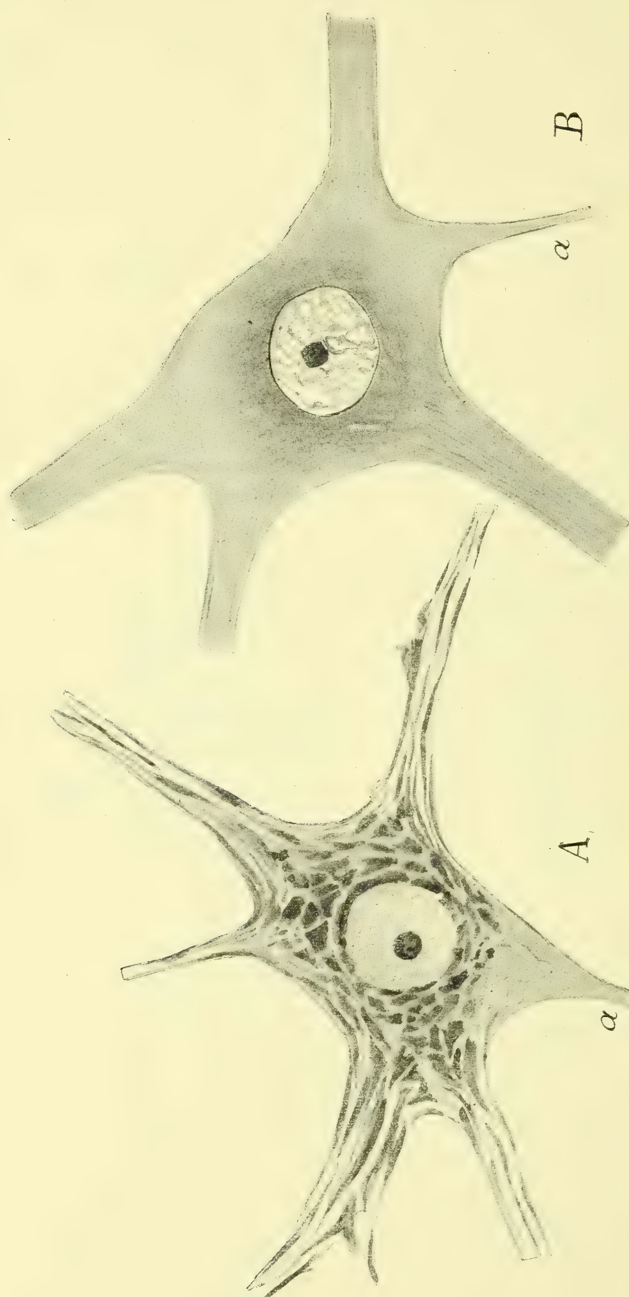


FIG. 359. — *Chromatolyse des cellules nerveuses.*
Cellules motrices de la corne antérieure du Lapin. A, cellule normale.— B, cellule altérée par hyperthermie de l'animal (température rectale, 44° C.). — *a*, axone. D'après LUGARO.

Malgré ces arguments variés en faveur de la participation des cellules aux phénomènes nerveux, on a voulu leur refuser toute fonction prépondérante et leur reconnaître seulement un rôle trophique. On s'est fondé pour cela sur diverses considérations et sur certains faits d'expérience, dont les plus probants sont dus à BETHE et à J. LOEB. Voici le protocole d'une expérience de BETHE Elle a porté chez le Crabe sur la deuxième antenne, sur son nerf et sur le ganglion qui commande ce nerf. Celui-ci est mixte, renferme à la fois des fibres motrices et des fibres sensitives. Le ganglion est formé de cellules nerveuses, ganglionnaires, sises à la périphérie, dont le prolongement, après avoir émis d'abondantes collatérales, sort du ganglion et va prendre part à la constitution du nerf antennaire. La masse centrale du ganglion est formée

par un réseau nerveux alimenté par les fibres sensitives venues de l'antenne par le nerf antennaire, et par les collatérales émanées de la cellule nerveuse (fig. 360). Si l'on sectionne le nerf à sa sortie du ganglion, l'antenne est paralysée ; elle retombe flasque et ne peut plus être excitée. Si l'on enlève toutes les cellules nerveuses par des incisions périphériques, de façon que le nerf antennaire soit séparé de toute cellule, et qu'il ne soit plus en relation qu'avec le réseau nerveux central, l'antenne conserve son tonus. Cette expérience prouve, si elle est sans reproche, que les cellules nerveuses ne sont pas nécessaires à la production des réflexes, et que l'arc réflexe, c'est-à-dire le chemin qui mène de la périphérie réceptrice à la périphérie réagissante ne passe pas nécessairement par la cellule nerveuse. L'influence permanente ou tonus exercée par le système nerveux ne paraît donc pas être produite dans la cellule.

III. Théories du système nerveux.

Parmi les faits d'observation que nous ont révélés les études faites sur la structure du système nerveux et qui sont consignés dans les pages précédentes, il en est deux qu'on peut tenir pour principaux, parce qu'ils forment la caractéristique anatomique et la base des deux principales théories actuelles qui tentent d'expliquer le fonctionnement du système nerveux.

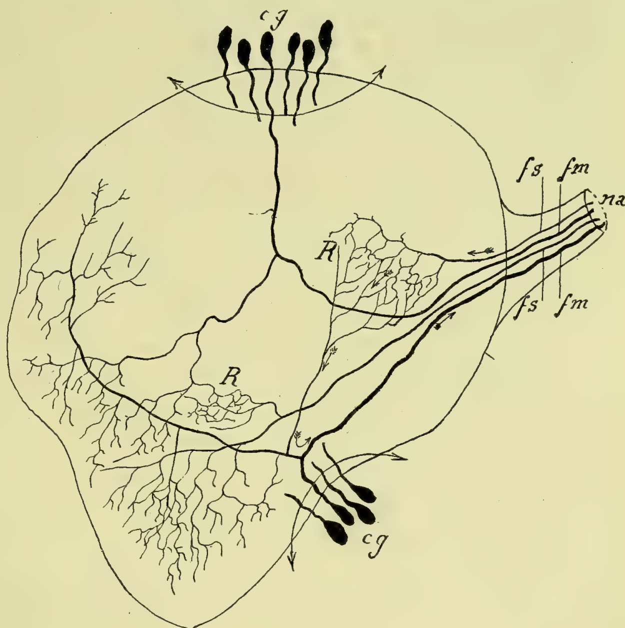


Fig. 360. — *Schéma de l'expérience de* Bethe.

cg, cellules du ganglion. — *na*, nerf antennaire. — *fs. fm*, fibres sensibles et fibres motrices de ce nerf. — R, réseau fondamental ou intercellulaire. Les flèches indiquent le sens du courant nerveux. Les lignes courbes terminées par des flèches figurent les incisions par lesquelles les cellules ont été retranchées du ganglion.

Le système nerveux est composé de cellules, le plus souvent très ramifiées, dont on ne peut admettre, à voir leur forme, qu'elles sont absolument figées dans cette forme. Il renferme des fibrilles, extraordinairement longues, traversant tout l'organisme, dont il semble que la fixité et l'immobilité soient le caractère essentiel. D'un côté, des cellules vivantes, contrac-

tiles sans doute. D'autre part, des fibrilles, raides comme des fils de fer conducteurs.

Or, les deux principales théories actuelles du fonctionnement nerveux s'appuient l'une sur le premier, l'autre sur le second de ces faits. L'une, qui est la théorie du neurone, tient presque exclusivement compte des cellules, met en jeu leur vitalité, leur contractilité, et laisse de côté les fibrilles, comme un détail secondaire ; c'est une *théorie cellulaire*, et aussi une théorie vitale ou biologique. L'un des précurseurs de la théorie, Meynert, se représentait les cellules nerveuses comme des amibes gigantesques, et les prolongements nerveux comme des pseudopodes.

La comparaison a paru plus tard si exacte que pour Morat, par exemple, couper un nerf, couper une fibre nerveuse, c'est en réalité couper une cellule en deux, comme on le fait pour les Protozoaires dans les expériences de mérotomie. Le mécanisme essentiel du système nerveux, dans le cas de la théorie du neurone, réside dans l'extension ou la contraction des prolongements cellulaires ; d'où le rapprochement ou l'éloignement des neurones, et par suite le passage plus ou moins facile du courant nerveux. Les neurones sont doués à cet égard d'une véritable « plasticité » (Demoor) ou même d'une propriété réellement « amiboïde » (Rabl-Ruckhard, Tanzi, Lépine, Math. Duval). Passant de la théorie aux applications physiologiques, Tanzi admet que le courant nerveux produit dans les cellules qu'il traverse une hypertrophie analogue à celle du muscle qui a travaillé et que par ce passage habituel du courant entre deux neurones contigus, par l'exercice en un mot, les distances entre les neurones se trouvant diminuées, le fonctionnement est rendu plus facile. Lépine expliquait, par la disparition subite et le rétablissement des rapports de contact entre les neurones, les anesthésies et les paralysies soudaines et les retours brusques de la sensibilité et du mouvement. Math. Duval expliquait aussi, par l'allongement ou la rétraction des prolongements cellulaires, facilitant ou empêchant les contacts, l'influence stimulante du café ou du thé ou l'action inhibitrice de certains agents ; il supposait que dans le sommeil les ramifications du neurone sont rétractées par absence d'oxygène et par excès d'acide carbonique, comme le sont des pseudopodes anesthésiés, et il émettait ainsi une véritable « théorie histologique du sommeil ».

Si ingénieuse que soit la théorie de l'« amæboïsme nerveux », corollaire direct de la doctrine du neurone, et application physiologique de cette conception morphologique du neurone, elle mérite un reproche capital ; c'est qu'avec elle, la haute différenciation des éléments nerveux, la complication fibrillaire, apparaissent sans utilité, puisque la structure requise pour le fonctionnement de ces éléments n'a pas besoin de s'élever au-dessus de celle d'une amibe et d'un pseudopode.

La seconde théorie du système nerveux, à l'encontre de la première, si elle ne néglige pas les cellules, du moins ne tient aucun compte de leurs changements possibles de forme et de rapports ; elle place au premier plan les fibrilles, qu'elle assimile à des conducteurs électriques, tandis que les cellules deviennent des stations électriques. C'est une *théorie fibrillaire*, une théorie surtout ou même exclusivement physique du système nerveux, une théorie électrique. Les cellules produisent ce qui doit être conduit, le

tonus nerveux ; les fibrilles conduisent ce qui est produit par les cellules. D'ailleurs celles-ci n'ont pas pour seul rôle d'envoyer dans les fibrilles conductrices le courant constant, le tonus nerveux, produit par elles ; car elles réagissent à la perception des changements de ce tonus, soit quantitatifs, soit qualitatifs. Telle est la remarquable théorie édifiée par Apathy.

L'une et l'autre explication des phénomènes nerveux sont trop exclusives, puisqu'elles reposent chacune sur l'un seulement des deux faits essentiels, mis en avant. Une véritable théorie du système nerveux doit procéder de ces deux interprétations. Elle doit déschématiser la doctrine cellulaire, en mettant au second plan le mouvement amiboïde et au premier le travail producteur et véritablement glandulaire de la cellule nerveuse et le rôle conducteur des fibrilles. Elle doit en quelque sorte vitaliser la théorie électrique en ajoutant aux fibrilles conductrices, aux cellules productrices, les effets de la vie cellulaire de la cellule nerveuse, les changements de forme et le travail glandulaire accompli. On devra aussi donner à cette théorie du système nerveux une forme aussi rigoureusement physique que possible et décider si les termes usuellement employés de courant nerveux, de décharge nerveuse, de tension et tant d'autres, doivent recevoir ou non une acception précise, si la comparaison des processus nerveux avec des phénomènes électriques est plus qu'une image grossière et si elle mérite d'être maintenue.

LIVRE VI

CELLULE MUSCULAIRE

CHAPITRE PREMIER

Caractères généraux et développement des cellules musculaires.

ICLE PREMIER. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES CELLULES MUSCULAIRES.

Contractilité et muscularité. — Toutes les cellules sont contractiles à divers degrés : sous l'influence d'agents excitants, que l'excitation s'exerce directement sur les cellules ou qu'elle leur soit transmise par des nerfs, les cellules se contractent, diminuent quelque peu de grosseur, changent de forme et peuvent même se déplacer. La contractilité est une propriété banale du protoplasma.

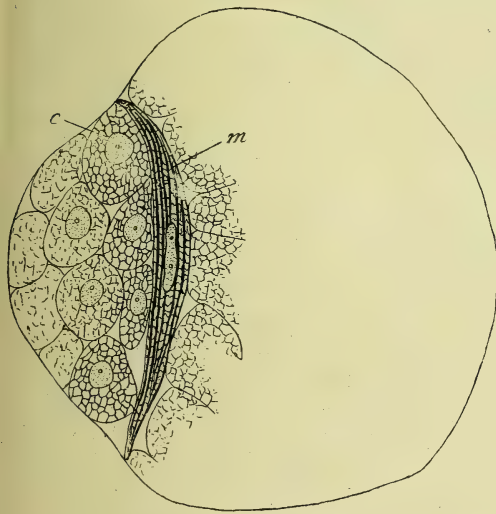


Fig. 361. — *Schéma de la transformation d'une cellule ordinaire, simplement contractile, en fibre musculaire.*
, cellules ordinaires simplement contractiles. — *m*, fibre musculaire dans un organisme idéal pluricellulaire.

A. **Différenciation de fibrilles musculaires dans le protoplasma.** — Qu'arrivera-t-il si une cellule se contracte, c'est-à-dire si elle diminue et se rapetisse dans un sens, s'allonge et augmente dans l'autre ? En acceptant la conception de la structure protoplas-

mique qui est le plus communément adoptée, celle d'une structure réticulaire ou alvéolaire, et en admettant, avec la généralité des auteurs, que c'est la partie figurée, le spongioplasme ou réticulum qui est le substratum de la propriété de contractilité, qui est contractile, voici comment on peut se figurer ce qui arrivera du fait de la contraction répétée du corps protoplasmique (fig. 361). Les trabécules du spongioplasma s'épaissiront dans la direction de l'effort accompli, suivant le sens de la contraction, parce que s'épaissit, se fortifie toute partie qui fonctionne. L'usage, la contraction, l'exercice habituel de la contractilité ont modifié ces travées, les épaississant et même les transformant physiquement et chimiquement. La fonction a fait l'organe élémentaire : une simple trabécule du réticulum contractile est devenue une *fibrille musculaire*, organe de la contractilité musculaire de la cellule. Les fibrilles musculaires ont pu se rendre jusqu'à un certain point indépendantes du reste de la charpente cellulaire ; car tandis que par les contractions réitérées de cette charpente dans un même sens, longitudinal par exemple, les travées longitudinales s'édifiaient en fibrilles, les travées transversales qui reliaient les précédentes en un réseau s'atrophiaient faute d'usage. De là l'isolement des fibrilles musculaires sous forme de baguettes formées d'une substance chimiquement spéciale et optiquement différenciée ; plongées dans le protoplasma cellulaire, elles semblent en être un produit, alors que, d'après ce qui précède, elles en seraient plutôt un dérivé. Ainsi peut-on se représenter, très schématiquement, le mécanisme qui produit la différenciation de fibrilles dans le cytoplasme des éléments destinés à devenir musculaires. Plusieurs recherches récentes légitiment cette schématisation.

Au lieu d'être empruntées à la partie fondamentale du protoplasma cellulaire, les fibrilles musculaires pourraient s'être formées aux dépens de ces filaments, qui sont désignés sous le nom de kinoplasmiques (voir p. 60) et où déjà la contractilité se trouve exaltée, puisqu'elles sont préposées, on l'admet, au mouvement de la cellule. La ressemblance des fibrilles kinoplasmiques et des fibrilles musculaires fait naître l'idée que celles-ci pourraient bien n'être qu'une forme du kinoplasma, et représenter dans la cellule musculaire le kinoplasme spécialisé et propre à cette espèce cellulaire.

Ainsi les fibrilles musculaires sont des éléments différenciés dans la cellule et devenus jusqu'à un certain point indépendants dans le cytoplasme (Kölliker, Wagener, Apathy). L'existence de fibrilles, la structure fibrillaire en d'autres termes est caractéristique des éléments musculaires et en général de tous ceux qui sont doués d'une contractilité éminente (Engelmann, Ballowitz).

B. **Transformation de la cellule en fibre musculaire.** — Ayant vu quelles sont, au point de vue structural, les transformations imposées à la cellule qui doit devenir musculaire, il faut examiner quelles conditions lui sont faites au point de vue de sa forme. Jusqu'ici la cellule était supposée isolée, se contractant pour son propre compte. Mais chez les êtres pluricellulaires, la division du travail est un principe auquel nulle cellule n'est soustraite. Ici, la cellule ne se contractera plus pour soi seule, d'une façon en quelque sorte égoïste, mais d'une manière généreuse au contraire et pour la colonie cellulaire tout entière. La propriété générale, personnelle,

la contractilité, est devenue une fonction, la muscularité, non pas tant parce qu'elle est plus parfaitement exercée que parce qu'elle l'est socialement. La fonction de telles cellules musculaires est de rapprocher deux ou plusieurs points de l'organisme plus ou moins distants l'un de l'autre, raccourcissant un organe, resserrant une cavité du corps. De là la nécessité pour la cellule musculaire en voie de développement de s'allonger (fig. 361), de se ramifier même au loin, à moins que l'élément cellulaire dont elle procède n'ait dès le début une forme allongée ou ramifiée. Plusieurs auteurs disent du reste avoir assisté à cette transformation. C'est là, bien entendu, non pas une obligation d'ordre téléologique par laquelle la cellule accomplit un devoir social auquel elle ne pourrait se soustraire, mais c'est là une nécessité purement mécanique qu'elle subit de par la place qu'elle occupe dans le corps animal.

Ainsi la cellule s'est transformée en *fibre musculaire*.

Voilà comment, au point de vue de la structure et au point de vue de la forme, les choses doivent certainement se passer, alors même que l'observation de ces changements n'aurait pas été faite. Voilà le déterminisme des conditions qui président à l'apparition des éléments musculaires. Dans la genèse de ces éléments, deux faits donc sont essentiels : la formation de fibrilles musculaires, la transformation en fibres musculaires.

Article 2 — DÉVELOPPEMENT DES CELLULES MUSCULAIRES

A. **Histogenèse des cellules musculaires.** — *a*) *Myoblastes.* — Si la fibrille musculaire est l'unité fonctionnelle du muscle, la cellule musculaire en est l'élément morphologique. C'est ce que l'étude de l'histogenèse du muscle montre avec évidence. Un muscle en voie de développement se compose toujours, au début tout au moins, d'un certain nombre d'individus cellulaires ; chacun d'eux forme, d'une façon indépendante de ses voisins, un certain nombre de fibrilles musculaires et peut être désigné sous le nom de *myoblaste*. Dans le cours de son évolution, le myoblaste, en même temps qu'il produit des fibrilles en nombre de plus en plus considérable par le mécanisme hypothétique qu'on a supposé plus haut, voit se réduire de plus en plus aussi sa partie trophique, formée du protoplasma et du noyau, proportionnellement à la partie fonctionnelle représentée par les fibrilles musculaires, qui devient au contraire toujours plus importante. Tel est le caractère essentiel de la différenciation du myoblaste en cellule musculaire.

Dans cette différenciation, les myoblastes peuvent du reste se comporter de deux façons différentes.

En effet, ou bien la différenciation n'est que partielle ; localisée à une partie de la cellule, elle respecte les autres parties qui peuvent demeurer chargées, même après formation des fibrilles musculaires, des fonctions qu'elles rempliraient si cette formation n'avait pas eu lieu. Dans ce cas, qu'on doit regarder comme primitif, il y a dans une seule cellule cumul de plusieurs fonctions, parmi lesquelles la fonction musculaire ; il y a pour

ainsi dire économie d'éléments cellulaires, imposée en quelque sorte par le degré relativement inférieur et la constitution anatomique très simple des animaux (Cœlentérés), où ce cas se rencontre. On peut qualifier ces éléments de « myoblastes incomplets », puisque la différenciation musculaire laisse intacte une partie du corps cellulaire.

Ou bien la différenciation est intégrale ; elle envahit le myoblaste tout entier, absorbe toute son activité. Dans ce cas, qui est secondaire et perfectionné, et que réalisent les Métazoaires supérieurs, la cellule naît myoblaste et meurt cellule musculaire, sans s'être jamais, depuis son irrévocable différenciation, détournée un seul instant de son unique fonction, la fonction musculaire. On pourra donner à ces éléments qui deviennent totalement musculaires, le nom de « myoblastes complets ».

b) Cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés. — Le premier cas est représenté par les cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés (étudiées par Kleinenberg, O. et R. Hertwig, Jickeli, C. Schneider, etc.).

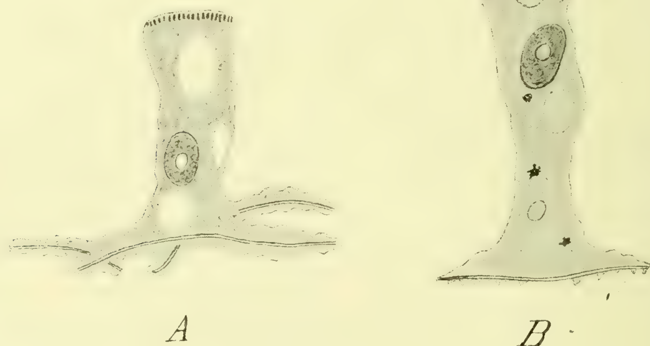


Fig. 362. — *Cellules épithélio-musculaires d'Hydra.*
A, cellule ectodermique. — B, cellule entodermique. D'après C. Schneider.

Le corps des Cœlentérés est, on se le rappelle, formé par deux couches de cellules, l'une externe, dite ectoderme, l'autre interne, ou entoderme, séparées par une lame moyenne de soutien. Les cellules ectodermiques aussi bien que les cellules entodermiques différencient dans leur partie basale ou profonde des fibrilles musculaires. Tout en conservant leur situation épithéliale, c'est-à-dire en somme superficielle, elles conservent aussi les fonctions que leur vaut cette situation, fonctionnant en effet par leur partie superficielle comme cellules de recouvrement, cuticularisées et protectrices, comme cellules ciliées, comme cellules urticantes, comme éléments glandulaires enfin ; elles sont donc à la fois musculaires et épithéliales.

Cette double différenciation morphologique et cette division du travail est

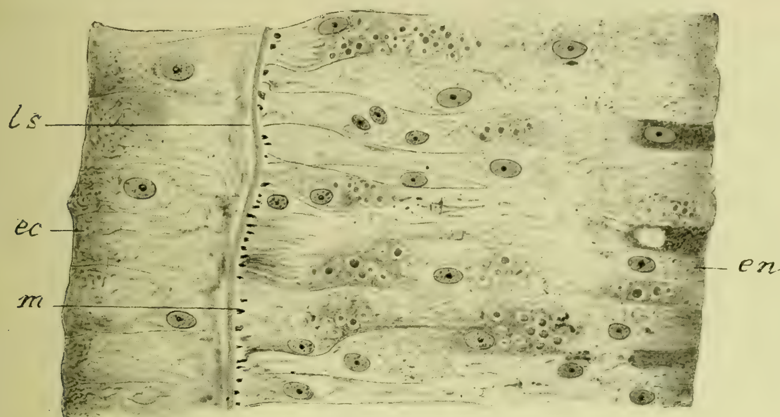


Fig. 363. — *Coupe de la paroi d'un Polype de* Tubularia indivisa L. *avec fibrilles musculaires.*
ec, ectoderme. — *en*, entoderme. — *ls*, lamelle de soutien. — *m*, fibrilles musculaires. × 500.

donnée comme un remarquable exemple de polarité cellulaire (sur lequel cependant on pourrait faire quelques réserves). Les cellules épithélio-mus-

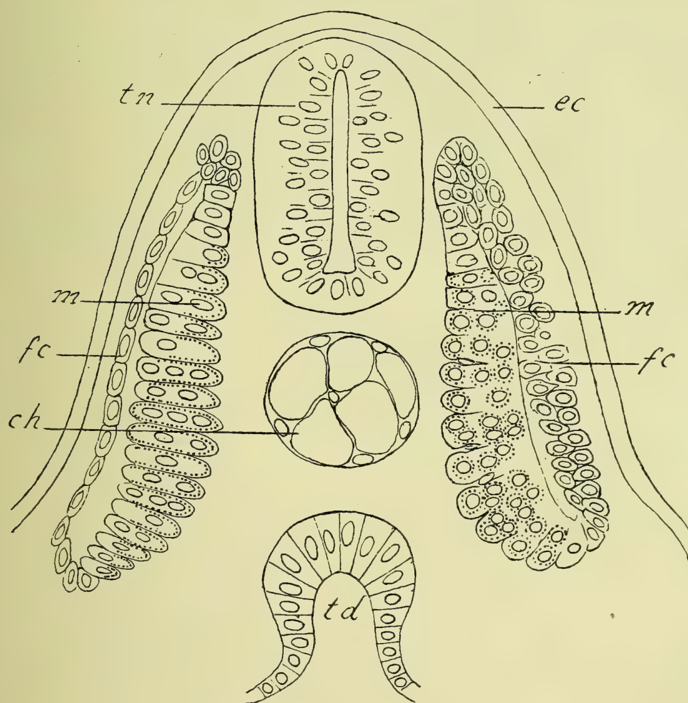


Fig. 364. — *Coupe transversale demi-schématique d'un embryon de Vertébré pour le développement des muscles.*

Le côté à droite de l'observateur correspond à un stade plus avancé que celui qui est à sa gauche. *m*, myoblastes formant ensemble le feuillet myogène du myotome. — *fc*, feuillet cutané du myotome ne prenant pas part à la production du muscle. — *ec*, ectoderme. — *tn*, tube nerveux. — *td*, tube digestif. — *ch*, corde dorsale.

culaires de l'ectoderme chez l'Hydre d'eau douce, prises pour exemple (fig. 362), sont des éléments de forme plate (cellules recouvrantes) ou cylindriques (cellules glandulaires), qui vers leur base se rétrécissent et se divisent en prolongements protoplasmiques dont chacun contient une fibrille musculaire. Sur les coupes totales d'un Cœlentéré (fig. 363), ces fibrilles se montrent accolées à la lame de soutien, sous la forme de baguettes réfringentes en coupe longitudinale, sous celle de points en coupe transversale. En se juxtaposant parallèlement les unes aux autres, les fibrilles produites par toutes les cellules épithélio-musculaires de l'ectoderme forment à la face externe de la lame de soutien une lame musculaire ; celles que forment les cellules épithélio-musculaires entodermiques en constituent une autre contre la face interne de la lame de soutien.

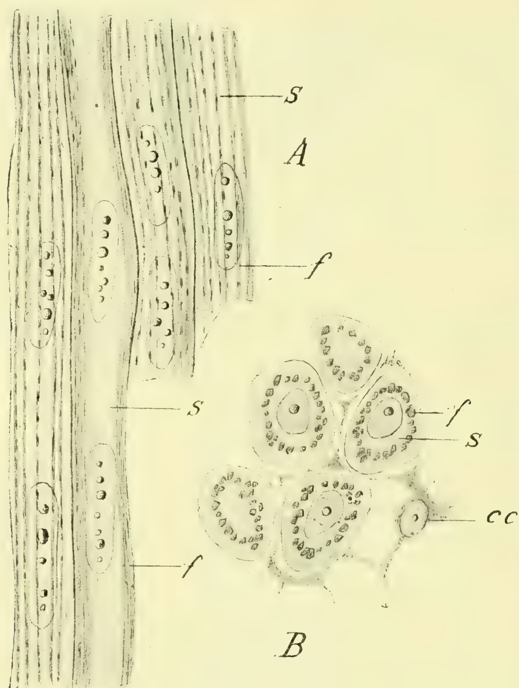


Fig. 365. — *Coupes longitudinale et transversale des fibres musculaires d'un embryon d'*Anguis fragilis L.
A. coupe longitudinale. — B, coupe transversale. — *f*, *f*, fibrilles. — *s*, sarcoplasma. — *cc*, cellules conjonctives du voisinage. × 750.

c) *Myoblastes épithéliaux des Métazoaires supérieurs.* — Le deuxième cas est réalisé par les cellules desquelles dérive la musculature de la paroi du corps chez les Chordés et chez un certain nombre d'Invertébrés.

On sait que les muscles de la paroi du corps, ceux des Chordés notamment, se développent aux dépens de la bordure épithéliale de sacs pairs situés de part et d'autre du tube nerveux et de la corde dorsale, qu'on nomme protovertèbres ou mieux myotomes ; leur paroi est d'origine mésodermique, et leur cavité est une dépendance de la cavité générale ou cœlome (fig. 364). Chacune des cellules épithéliales du feuillet interne ou musculaire du myotome est un myoblaste, qui de bonne heure différencie soit à sa partie basale seulement, soit sur tout son pourtour, un grand nombre de fibrilles musculaires. Sur les coupes transversales de l'embryon, ces fibrilles se voient sous forme de points ; elles ont par conséquent une direction longitudinale parallèle à l'axe du corps (fig. 364). La cellule épithéliale du myotome chez un embryon de Vertébré ressemble ainsi beaucoup, à ce stade, à la cellule épithélio-musculaire d'un Cœlentéré. Mais tandis que la précédente demeurait épithéliale et ne différenciait des fibrilles musculaires que dans une partie seulement de son corps cellulaire, celle-ci sera envahie de plus en

plus complètement par la différenciation fibrillaire musculaire, tandis que sa partie trophique (protoplasma et noyau) se réduira relativement.

Le processus du développement ultérieur des myoblastes varie, sans que ces variations puissent être indiquées ici. Selon le mode de développement suivi, la forme de l'élément musculaire définitif sera différente. Ce sera tantôt une case ou un *feuillet musculaire* aplati, pourvu sur ses deux faces de fibrilles et en son milieu de protoplasma et de noyaux (Amphioxus, Cyclostomes). Tantôt et le plus souvent ce sera une cellule allongée en forme de *fibre*; celle-ci contient un faisceau de fibrilles et pour cette raison

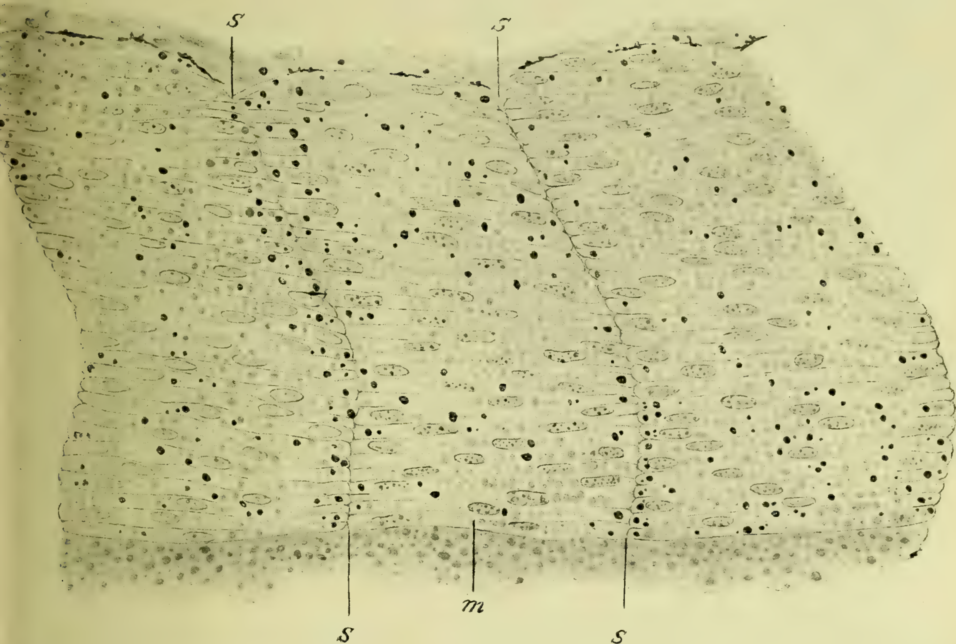


Fig. 366. — *Coupe parallèle à l'axe du corps chez une larve de Triton* (Triton alpestris Laur.), *intéressant les muscles du tronc.*

m, fibres musculaires avec noyaux et grains vitelloïdes. — *s*, septa ou cloisons transversales qui séparent les muscles les uns des autres et sur lesquels s'insèrent les fibres musculaires. × 250.

est souvent nommée *faisceau musculaire*; elle renferme aussi le protoplasma et les noyaux de l'élément primitif, soit que ce protoplasme et ces noyaux occupent l'axe de la fibre, si les fibrilles se sont différenciées à la périphérie, soit qu'ils soient rejetés de côté, quand les fibrilles se sont formées en un faisceau central (Vertébrés supérieurs) (fig. 365).

Toujours en tout cas l'élément musculaire définitif se composera de deux parties : l'une trophique (protoplasma et noyaux), restes du myoblaste primitif; l'autre fonctionnelle (fibrilles musculaires), acquisition différenciatrice de ce myoblaste.

Toujours aussi, par sa partie fonctionnelle tout au moins allongée en forme de fibrilles, souvent aussi par son corps cellulaire tout entier, l'élément musculaire satisfait à la condition requise plus haut, de joindre deux

points éloignés du corps. C'est ainsi que dans le cas des Cœlentérés, les fibrilles musculaires seules remplissent cette condition. Dans celui des Vertébrés supérieurs par exemple, l'élément musculaire tout entier a pris de bonne heure la forme d'un fuseau allongé, ou d'un cylindre, comme le montrent les coupes longitudinales pratiquées sur les muscles du tronc d'un embryon de Vertébré (fig. 366).

d) *Cellules myo-épithéliales chez les Métazoaires supérieurs.* — Parmi les éléments musculaires d'origine épithéliale, il y a à signaler, outre les cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés, outre les éléments de la musculature du corps et des membres chez les Invertébrés aussi bien que chez les Vertébrés, d'autres cellules musculaires encore, qu'on peut appeler, en raison de leur situation et de leur origine, cellules myo-épithéliales.

Les unes sont épithélio-musculaires à la façon des cellules de même nom chez les Cœlentérés, c'est-à-dire épithéliales par leur partie superficielle, musculaires par leur partie profonde; elles ne sont pas seulement d'origine épithéliale, mais elles sont l'épithélium même. C'est ainsi que chez les Nématodes, les myoblastes mésodermiques continuent, même chez l'animal adulte, à tapisser la cavité cœlomique, tandis que leur partie profonde est devenue musculaire. De même chez des Annélides, les Capitellides, les cellules épithéliales de l'intestin sont pourvues dans leur partie basale de fibrilles musculaires et sont ainsi de véritables éléments épithélio-musculaires.

Dans une autre catégorie figurent des cellules qui ne sont myo-épithéliales qu'en raison de leur origine ectodermique et de leur fonction musculaire, mais qui n'ont pas, sous leur forme définitive, le double caractère épithélial et musculaire. On sait depuis longtemps qu'il existe des cellules musculaires dans certaines glandes cutanées (notamment les glandes cutanées venimeuses des Amphibiens et les glandes sudoripares des Mammifères) et peut-être aussi dans d'autres glandes que celles de la peau. Ces éléments sont situés entre la couche épithéliale glandulaire et la membrane basale qui entoure la glande et la sépare du tissu ambiant ; ils sont de plus en connexion avec les cellules épithéliales glandulaires par des ponts intercellulaires. Ces deux faits prouvent qu'ils sont de même nature embryologique que les cellules glandulaires elles-mêmes et comme elles de provenance ectodermique.

e) *Myoblastes mésenchymateux.* — Il n'a été question jusqu'ici que de myoblastes épithéliaux, empruntés à l'épithélium mésodermique. Mais des cellules de mésenchyme, c'est-à-dire (p. 302) des cellules qui ne sont pas régulièrement rangées en un feuillet et forment une masse de remplissage entre les organes du corps, peuvent aussi devenir des éléments musculaires. Il y a donc à distinguer des myoblastes épithéliaux et des myoblastes mésenchymateux, par suite des cellules musculaires et des muscles d'origine épithéliale, des cellules et des muscles d'origine mésenchymateuse. Cette distinction est purement génétique; car, à l'état définitif, les cellules et les muscles mésenchymateux ne diffèrent pas par leurs caractères morphologiques des cellules et muscles épithéliaux. Les processus histogéniques sont les mêmes aussi, dans les deux cas ; c'est-à-dire que le futur élément musculaire, ou myoblaste, différencie des fibrilles tout en conservant sa partie protoplasmique et nucléaire.

Les éléments musculaires de provenance mésenchymateuse sont très répandus chez les Invertébrés et chez les Vertébrés. Ceux des Invertébrés sont disséminés dans la masse du corps, quand il n'y a pas de cavité générale ; quand celle-ci existe, ils s'étendent de la peau à la paroi du cœlome et de celle-ci au tube digestif, formant ainsi les muscles de la peau et des muscles des viscères. Chez les Vertébrés, la musculature de la peau et celle des viscères sont également d'origine mésenchymateuse.

On connaît beaucoup moins bien le développement des muscles mésenchymateux que celui des muscles épithéliaux. Certains auteurs ont montré chez des Invertébrés comment des cellules mésenchymateuses de forme amœboïde, irrégulière, se fixent, acquièrent des prolongements et se transforment en éléments musculaires en différenciant la substance contractile caractéristique. Quant au développement des cellules d'origine mésenchymateuse qui composent la musculature des viscères des Vertébrés, il est à peu près inconnu.

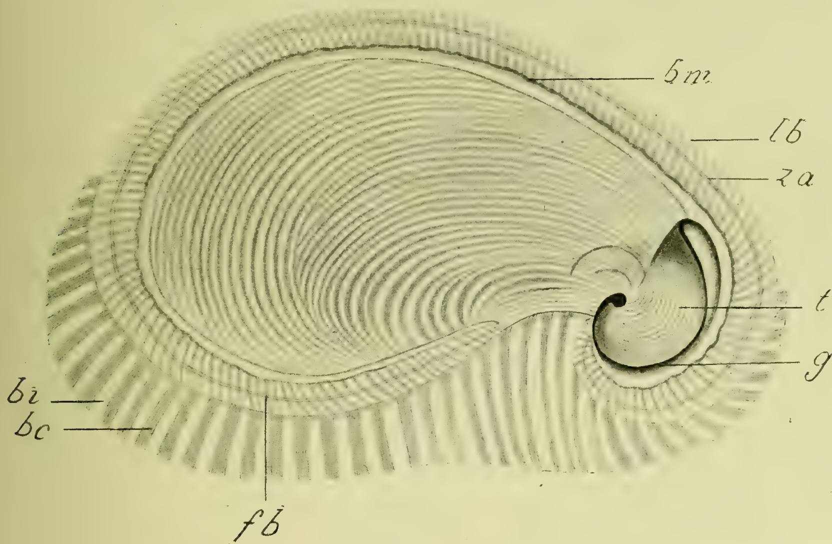


FIG. 367. — Stentor cæruleus EHRBG., *vu par la région frontale.*, *t*, poche du péristome. — *g*, gouttière de la poche du péristome. — *fb*, fibrille basale des membranelles. — *bc*, bandes costales. — *bi*, bandes intermédiaires ou intercostales. — *za*, zone adorale des membranelles. — *lb*, liséré basal. — *bm*, bande marginale du champ frontal. D'après SCHUBERG.

B. **Évolution de la substance musculaire.** — La fonction musculaire est le résultat d'un développement prépondérant de la propriété de contractilité inhérente à toute cellule, et les fibrilles musculaires qui sont les organes cellulaires de cette fonction représentent du protoplasma adapté à la fonction. On doit donc s'attendre à trouver entre le protoplasma simplement contractile et le protoplasma musculaire, entre la contractilité banale et la fonction musculaire, des formes de passage marquant les étapes d'une évolution de la substance musculaire.

On a recherché ces stades, formes imparfaites de la substance muscu-

laire, d'une part, chez les organismes inférieurs, chez les Protozoaires, d'autre part, dans certaines cellules des tissus des Métazoaires, qui, quoique n'étant pas musculaires, ont cependant une contractilité assez développée pour qu'on puisse espérer y trouver des rudiments de fibrilles musculaires.

Chez les Protozoaires, c'est généralement l'ectoplasme qui est le siège de ces formations musculaires comparables aux fibrilles. Laissant de côté les Rhizopodes et particulièrement les Amibes, dont l'ectoplasme fibrillaire a été considéré comme une substance musculaire imparfaite, on trouve dans un grand nombre de Protozoaires des filaments désignés sous le nom générique de *myonèmes*, c'est-à-dire cordons musculaires, dont l'identité avec des fibrilles musculaires est absolument évidente. Un certain nombre d'Infusoires sont capables de changer de forme avec une grande rapidité et sont donc très contractiles, tels les Stentors, les Vorticelles, etc. Si on examine la constitution de leur ectoplasma, on voit que dans cette couche superficielle du corps se sont différenciées des fibrilles transparentes, dont l'ensemble forme un vaste système entourant complètement le corps de l'animal. Chez *Stentor cæruleus*, par exemple (fig. 367 et 368), la surface du corps présente des « côtes » longitudinales colorées en bleu et granuleuses, séparées par des « bandes intercostales » claires, au niveau de chacune desquelles court une tigelle plus brillante et biréfringente, le myonème, véritable fibrille musculaire. Les Grégarines possèdent de même, dans la couche externe de l'ectoplasme, appelée « sarcocyte », des fibrilles annulaires, à direction perpendiculaire à l'axe du corps, qui représentent ici les myonèmes des Infusoires. On connaît l'extrême contractilité du pied des Vorticelles, qui, à la moindre secousse, se raccourcit avec une extrême brusquerie ; or, dans ce pied, plusieurs auteurs ont décrit, diversement d'ailleurs, une structure plus ou moins compliquée dont les éléments sont formés par des espèces de fibrilles musculaires.

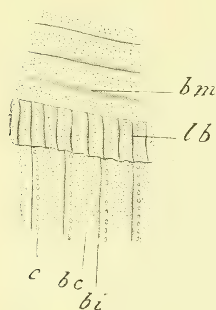


FIG. 368. — *Portion de la fibre précédente, plus grossie.*

bm, bande marginale du champ frontal. — *lb*, liséré basal. — *bc*, bande costale. — *bi*, bande intermédiaire. — *c*, cils. D'après SCHUBERG.

L'observation des formes animales inférieures montre donc que la substance musculaire y est représentée dans un état plus ou moins parfait, qui atteint avec les myonèmes un degré tel de différenciation qu'on peut considérer ceux-ci comme de vraies fibrilles musculaires.

D'autre part, il existe dans un grand nombre de cellules des Métazoaires une structure nettement fibrillaire, sur laquelle ENGELMANN et BALLOWITZ ont attiré l'attention, et qu'ils ont regardée comme liée à une contractilité beaucoup plus développée que dans d'autres éléments. Ainsi, la queue du spermatozoïde, comme on l'a vu (p. 165), a une structure fibrillaire. Ainsi encore, dans nombre de cellules de tissus, telles que celles des reins des Vertébrés et des Invertébrés, et celles aussi des conduits excréteurs des glandes chez les Vertébrés supérieurs, on trouve le cytoplasme décomposé en bâtonnets, dont chacun paraît formé d'une succession d'articles ou grains reliés par un filament continu et rappelle ainsi une fibrille musculaire striée (voir fig. 39).

On pourrait donner le nom de « myoïdes » à ces formations, pour rappeler leur parenté probable avec les myonèmes et avec les fibrilles musculaires.

Les myonèmes et les myoïdes représentent un état de la substance musculaire déjà bien différencié morphologiquement et parfaitement reconnaissable. Mais il y a des substances de forme bien moins parfaite, ou même dont l'observation microscopique ne peut indiquer la nature musculaire, et qui cependant sont certainement sur le chemin de l'évolution de la substance musculaire. C'est ainsi qu'Engelmann n'a pas hésité à considérer comme musculaires un certain nombre de protoplasmas, notamment chez les Protozoaires, qui n'offrent, en faveur de leur nature musculaire, d'autre caractère que celui de la biréfringence ; ce caractère est suffisant cependant, puisque sa constatation implique l'idée d'une fibrille moléculaire, sinon d'une fibrille histologique, c'est-à-dire entraîne la notion d'une sériation longitudinale des molécules de la substance, déterminée par la direction constamment la même des forces qui agissent sur elle. Ne faut-il pas admettre, d'autre part, que le cœur de l'embryon de Poulet, qui bat dès le deuxième jour de l'incubation et qui par conséquent est contractile à la façon d'un muscle à une époque où il n'offre encore aucun des attributs histologiques de la substance musculaire, est formé dès ce moment d'une substance musculaire encore imparfaite ? Enfin, les cellules ou fibres musculaires se rattachent, par des formes de passage observées çà et là, aux éléments non musculaires et doués seulement de la contractilité banale qui ne manque à aucune cellule ; il n'y a par exemple aucune différence tranchée entre les fibres musculaires de *Beroe* et les éléments conjonctifs de la gelée qui constitue la masse du corps ; dans la vessie de Salamandre, on a trouvé tous les intermédiaires entre les cellules conjonctives ramifiées et les fibres musculaires, les unes et les autres dans ce cas étant de même provenance, d'origine mésenchymateuse. Dans plusieurs cas, on a mal déguisé par la dénomination de « tissu myoïde » la difficulté qu'on a éprouvée à caractériser le tissu musculaire, à le distinguer des autres.

Pour ces diverses raisons, on doit, ce semble, admettre avec Eimer et d'autres histologistes, qu'il n'y a pas de ligne de démarcation nette entre les éléments et la substance musculaires, d'une part, les cellules et le protoplasma ordinaires, d'autre part, mais que des formes de plus en plus différenciées représentent les stades d'une évolution continue qui mène du simple protoplasma à la substance musculaire.

CHAPITRE II

Substance musculaire.

Article premier. — COMPOSITION CHIMIQUE DE LA SUBSTANCE MUSCULAIRE.

Pour se faire une idée assez nette de la composition chimique d'une substance musculaire, il est bon de choisir un matériel où la différenciation de la cellule dans le sens musculaire soit poussée au maximum, et où le tissu présente également le maximum d'homogénéité. La musculature striée des Vertébrés supérieurs paraît tout indiquée.

Le muscle normal au repos présente une réaction alcaline, qui toutefois est souvent amphotère, c'est-à-dire paraît acide vis-à-vis de certains indicateurs ; cette double réaction doit être attribuée à la coexistence dans le muscle du phosphate bipotassique K^2HPO^4 de caractère alcalin, et du phosphate monopotassique KH^2PO^4 de caractère acide.

Le tissu musculaire, congelé immédiatement après la mort, puis exprimé, laisse exsuder un liquide, le *plasma musculaire*, qui se coagule lorsqu'on le laisse se réchauffer, en donnant un caillot blanc d'une matière albuminoïde nommée autrefois « myosine » par Kühne. Les phénomènes de la coagulation musculaire sont en réalité plus complexes, ainsi que l'ont montré les travaux de Nasse, Halliburton, von Fürth. D'après les dernières recherches, le plasma musculaire, additionné de 50 p. 100 de sulfate du magnésium, laisse précipiter une globuline coagulable à température très basse (47° environ), précipitable par la dialyse et par les sels : c'est la *myosine*, formant environ 1/5 des matières albuminoïdes du plasma. Les solutions de myosine se troublent peu à peu en donnant un précipité spontanément coagulé de *myosine-fibrine*, qui constitue donc une partie du caillot musculaire.

Le plasma, débarrassé de la myosine et additionné de sulfate de magnésium jusqu'à une concentration de 95 p. 100, donne un précipité de *myogène* (environ les 3/4 des albuminoïdes du plasma), précipitable par les sels, mais non par la dialyse, ce qui le distingue des globulines. Le myogène coagule spontanément à la température ordinaire en *myogène-fibrine*, qui constitue la plus grande partie du caillot musculaire. Il est à remarquer que, chez les animaux à sang froid surtout, le myogène passe par une phase intermédiaire de *myogène-fibrine soluble*, qui n'est pas encore coagulée, mais

qui est très disposée à le faire, puisqu'une simple température de 30°-40° suffit à la faire prendre en masse.

Enfin la saturation complète du plasma par le sulfate de magnésium donne un peu de globuline, et il reste un peu d'albumine en solution : ces substances, qualifiées de « myoglobuline » et de « myoalbumine », proviennent peut-être simplement du plasma sanguin ou lymphatique incomplètement éliminé. Elles restent dissoutes dans le *sérum musculaire*, qui se dégage après la coagulation, par la rétraction du caillot.

Après que le plasma a été exprimé du muscle, il reste un résidu assez abondant, le *stroma musculaire*, qui renferme beaucoup de lécithine et surtout une matière albuminoïde spéciale, la *myostromine*, résistant aux acides et aux sels. soluble dans les alcalis. Les muscles seraient d'autant plus riches en myostromine qu'ils exécutent des contractions plus fréquentes et plus énergiques. Quant à la coloration rouge, propre au muscle bien exsangue, elle serait due simplement à une hémoglobine très voisine et même probablement identique à celle du sang.

Outre les matières albuminoïdes, la substance musculaire contient un grand nombre d'autres corps azotés ou non, dont certains sont caractéristiques. Parmi ces derniers, on peut citer : l'*acide phosphocarnique*, peut-être voisin des nucléines, et donnant par décomposition, outre de l'acide phosphorique, des acides succinique, lactique, carbonique, et un sucre; une substance spéciale, la *carnine*, voisine des peptones ; l'acide phosphocarnique, dont les combinaisons avec le fer et les alcalins terreux (Ca, etc.) sont solubles dans les alcalis, doit jouer un rôle important dans la nutrition de la substance musculaire.

Le groupe le plus remarquable des substances azotées du muscle est le groupe créatinique : créatine, créatinine, isocréatinine, crusocréatinine, xanthocréatinine, amphicréatine, constituant une forme spéciale de la désassimilation albuminoïde. Une autre forme, plus banale, celle des bases xanthiques, est bien représentée par l'hypoxanthine, la xanthine, la guanine, l'adénine ; elle possède même un corps plus abondant dans le muscle que partout ailleurs, la *carnine* $C^7H^8Az^4O^3$. Citons enfin une nouvelle base azotée, la *carnosine* $C^9H^{14}Az^4O^3$, récemment découverte et qu'on n'a pas encore réussi à sérier.

Parmi les corps non azotés de la substance musculaire, on doit citer l'acide lactique, provenant du dédoublement du glucose, qui lui-même résulte de l'hydrolyse du glycogène. C'est dans cette série de dégradations de la molécule du glycogène qu'il faut chercher la source principale de l'énergie mise en œuvre lors de la contraction musculaire. Signalons enfin l'inosite, hexahydroxybenzol qui se trouve dans tous les muscles, mais surtout dans le cœur des Vertébrés.

Article 2. — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE LA SUBSTANCE MUSCULAIRE

Deux parties distinctes entrent dans la constitution d'un élément musculaire. C'est d'abord la substance cellulaire proprement dite (noyaux et protoplasma), qui, d'après la conception classique, n'a dans la cellule mus-

culaire qu'un rôle trophique banal. C'est ensuite la substance fibrillaire, différenciée dans la précédente et à ses dépens, à laquelle revient la fonction propre, musculaire.

A. **Substance cellulaire. Noyaux et Sarcoplasma.** — Toute cellule musculaire renferme un ou plusieurs *noyaux* et du protoplasme qu'on appelle ici *sarcoplasma* ; elle est fréquemment entourée d'une membrane, dite *sarcolemme* ou *myolemme*, sur la signification de laquelle nous nous expliquons plus loin (p. 459).

De la structure des noyaux, il n'y a rien de particulier à dire.

Le sarcoplasme paraît sous la forme d'une matière grenue ou sous celle d'une substance réticulée, quand on l'examine avec de plus forts grossissements et avec le secours de certains réactifs. Le réseau sarcoplasmique offre une grande régularité ; il se compose de travées longitudinales et transversales, limitant des mailles quadrangulaires, allongées dans le sens de l'axe de la fibre musculaire. Des enclaves particulières, dites *grains interstitiels* (fig. 369), sont contenues dans les mailles du sarcoplasme ; elles sont caractéristiques du muscle. On les croyait autrefois exclusivement formées de graisse ; mais on sait aujourd'hui qu'elles consistent principalement en lécithine et que la graisse n'y est qu'accessoire et n'y apparaît que secondairement. L'abondance de ces enclaves, qui sont de véritables réserves de la cellule musculaire, varie selon les espèces d'éléments musculaires, et dans un même muscle d'une période à l'autre. Les muscles des ailes des Insectes, qui ont à fournir un travail énorme et consomment pour cela beaucoup de matériaux de réserve, renferment des grains interstitiels volumineux et abondants. Les muscles des Grenouilles d'hiver sont beaucoup plus riches en grains interstitiels que ceux des Grenouilles d'été, parce que ces matériaux n'étant pas consommés en hiver s'y accumulent.

B. **Substance fibrillaire.** — *a*) *Existence et préexistence des fibrilles musculaires.* — Nous avons dit que les fibrilles musculaires sont la forme typique prise par la substance musculaire. L'existence des fibrilles musculaires est de constatation facile et peut se faire aisément, dans plusieurs conditions, dont par exemple les suivantes. Des coupes longitudinales de fibres musculaires, colorées de diverses façons, montrent les fibrilles individualisées sous la forme de petites baguettes parallèles les unes aux autres et à l'axe de la fibre. Certains réactifs dissociants, comme l'alcool faible, l'acide salicylique, permettent de séparer les fibrilles qui composent la fibre musculaire et de les isoler complètement les unes des autres. Dans certaines cellules musculaires qui sont ramifiées, on voit d'ailleurs cette dissociation s'opérer d'elle-même ; car à mesure des ramifications, les rameaux renferment des faisceaux de fibrilles de plus en plus fins, si bien que les dernières ramifications peuvent n'être formées que d'une seule fibrille. C'est surtout à Kölliker, Wagener, Apathy, qu'on doit la notion, aujourd'hui presque universellement acceptée, de l'existence des fibrilles musculaires, bref la *théorie fibrillaire.*

Cette notion cependant souffre deux réserves.

Les opposants de la théorie fibrillaire du muscle ont objecté que, si l'existence des fibrilles ne peut être mise en doute, leur préexistence est problématique, et que probablement les fibrilles ne sont que des produits artificiels et secondaires, dus à la coagulation naturelle de la substance muscu-

laire ou à l'action des réactifs. Mais on a répondu en montrant les fibrilles même sur le vivant, en observant par exemple de petites larves transparentes, telles que celles de *Corethra plumicornis*, et on a ainsi prouvé leur pré-existence.

Une autre question s'est posée. On savait depuis fort longtemps que les fibrilles ne sont pas isolées dans la cellule musculaire, mais groupées en faisceaux plus ou moins fins, appelés *colonnettes musculaires* (Kölliker). Or on a dû se demander si ces fibrilles, qu'on prenait pour les éléments mêmes, irréductibles et indécomposables, de la substance musculaire, étaient bien de tels éléments, ou s'ils ne représentaient pas plutôt déjà des faisceaux de fibrilles encore plus fines. En fait, on a reconnu que les filaments, déjà cependant très ténus, qu'on avait pris pour des fibrilles, étaient le plus souvent eux-mêmes des faisceaux de filaments ; c'est ainsi qu'Apathy admet que les fibrilles, qu'il nomme « fibrilles primitives » sont elles-mêmes composées de « fibrilles élémentaires ». Tout ce que nous avions dit plus haut de l'existence et de la préexistence des fibrilles s'applique donc à des colonnettes musculaires. On a pu alors se demander avec raison (Heidenhain) si les fibrilles élémentaires à leur tour, les plus fines fibrilles qu'on puisse apercevoir au microscope, étaient bien les éléments de la structure fibrillaire du muscle et le dernier terme de l'analyse histologique, si elles n'étaient pas de nouveau des fascicules de fibrilles plus fines encore, et ainsi de suite. De la sorte, par une décomposition structurale poussée toujours plus loin, on passerait de la structure histologique la plus fine, constatable avec les plus puissantes lentilles, à la structure moléculaire ; on passerait des fibrilles de la structure histologique aux fibrilles moléculaires, formées d'une rangée longitudinale d' « inotagmes » ou particules hypothétiques d'Engelmann.



Fig. 369. — *Fibrille isolée d'un muscle des ailes d'un Insecte, le Hanneton* (Melolontha vulgaris), *offrant les disques successifs.*

dc, disque clair, monoréfringent et peu colorable, traversé en son milieu par une membrane mince et sombre (membrane *z*). — *ds*, disque sombre, biréfringent et colorable, divisé en deux parties par une bande claire (strie de Hensen, *h*). — *g*, grains interstitiels demeurés adhérents à la fibrille musculaire. × 1000.

b) *Substance lisse et substance striée. Détails de la striation.* — La substance des fibrilles musculaires se présente sous deux aspects différents : la *substance musculaire striée* (striée en travers), la *substance musculaire lisse* (dépourvue de striation transversale). Dans cette dernière, les fibrilles sont homogènes sur toute leur longueur; dans la première, elles sont formées d'articles successifs, doués de propriétés optiques et chimiques différentes, par exemple alternativement clairs et sombres ; d'où l'aspect de la striation transversale. Les fibrilles sont donc tantôt lisses ou homogènes, tantôt striées ou hétérogènes. De là aussi la distinction, que nous retrouverons plus tard, de deux sortes de fibres musculaires : des *fibres lisses*, à fibrilles lisses ou homogènes ; des *fibres striées*, à fibrilles striées ou hétérogènes.

Des fibrilles lisses il n'y a rien à dire, qu'à constater leur constitution homogène. Il n'en est pas de même pour les fibrilles striées ou hétérogènes, qui offrent à étudier des caractères de striation très compliqués.

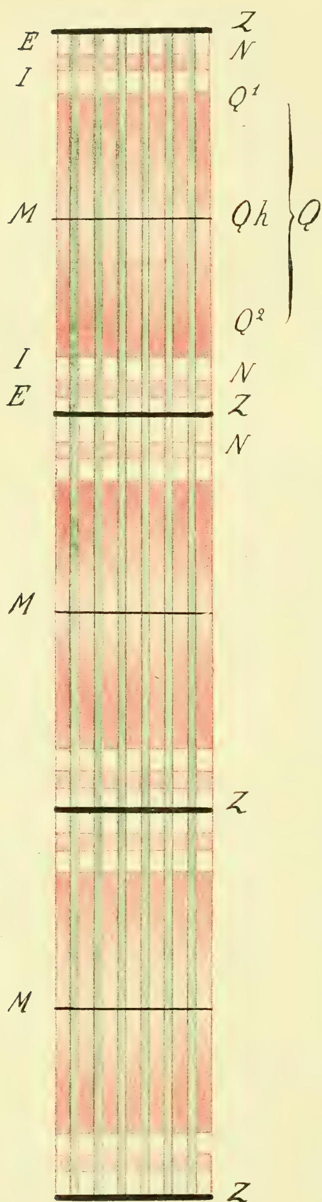


Fig. 370. — *Figure schématique représentant un tronçon de fibre musculaire striée.*

Sept fibrilles ont été représentées ; elles offrent la série des articles successifs Z, E, N, I, Q, I, N, E, Z. La distance entre deux bandes Z est une case musculaire. Des interstices longitudinaux, laissés en clair et occupés par le sarcoplasme, séparent les fibrilles les unes des autres. D'après Schieffردecker et Kossel.

Examinons d'abord une fibrille musculaire empruntée aux muscles thoraciques, moteurs des ailes, d'un Insecte. Ces fibrilles se dissocient les unes des autres avec la plus grande facilité et se montrent alors isolées à l'observateur. Nous y constaterons aisément (fig. 369) le fait essentiel, l'hétérogénéité ; la fibrille n'est pas identique à elle-même sur toute sa longueur, mais elle présente une succession régulière d'articles, de caractères différents, qu'on appelle *disques*, articles ou bandes musculaires.

Par tout un ensemble de caractères, ces disques ou articles se partagent en deux catégories. Les uns sont biréfringents et anisotropes, sombres, colorables par les réactifs ; les autres sont monoréfringents et isotropes, clairs et prennent mal les colorants (Engelmann). Il paraît donc y avoir deux substances musculaires, qui, par leur alternance, produisent les disques. Certains auteurs ont pensé que ces différences tenaient à une nature véritablement différente des deux substances et qu'il y avait, par exemple, une substance chromatique et une substance achromatique distinctes (Merkel). A la suite d'Engelmann et de Kölliker, la plupart des auteurs ont estimé que l'aspect différent des deux substances et des deux sortes de disques était dû à une différence non pas de nature, mais de degré, et qu'elles se distinguaient non point par leur composition chimique, mais par leur constitution physique. L'état sombre, la colorabilité, l'aspect biréfringent des uns serait dû à la plus grande densité, à la moindre richesse en eau de la substance musculaire à leur

niveau; moins dense et plus riche en eau au niveau des autres disques, la substance musculaire prendrait l'aspect clair, deviendrait peu colorable et monoréfringente.

Comme les fibrilles sont juxtaposées régulièrement pour former une fibre, les articles ou disques qu'elles présentent se juxtaposent aussi pour constituer des bandes transversales de la fibre musculaire, alternativement sombres et claires, bi et monoréfringentes, colorées et presque incolores (fig. 370). De là, à un faible grossissement, l'aspect strié transversalement qui distingue les fibres striées des fibres lisses. Les disques des fibres sont donc, comme le montre la figure 370, une pluralité de disques élémentaires de fibrilles juxtaposées.

Rien n'est constant dans la disposition des disques, qui varient de nombre, de forme et d'aspect, suivant les divers muscles et selon l'état de repos ou de contraction.

La nomenclature de ces disques est assez compliquée ; celle qu'on adopte généralement est due à Rollett.

Examinons la figure 369, qui représente une fibrille isolée, ou la figure 370, qui montre schématiquement plusieurs fibrilles juxtaposées pour former une fibre, ou encore la figure 371, qui est une coupe longitudinale d'une fibre striée d'Insecte ; nous pourrons y reconnaître la succession des divers disques.

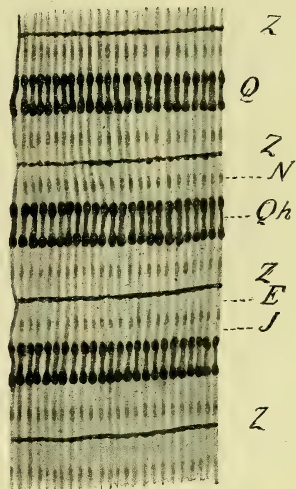


Fig. 371. — *Coupe longitudinale d'une fibre musculaire striée d'une larve d'Ichneumon* (Microgaster glomeratus L.) *avec les détails de la striation transversale.*

Lettres selon le texte. × 1.500.

Nous verrons d'abord une bande sombre, très colorée, Z, qui traverse sans interruption toute l'épaisseur de la fibre et franchit même les intervalles sarcoplasmiques qui séparent les fibrilles les unes des autres. Cette bande étant continue doit donc être considérée comme formée par la juxtaposition dans le sens transversal d'articles appartenant aux fibrilles, et d'articles répondant aux espaces sarcoplasmiques. Tantôt elle se présente comme une ligne régulière, comme dans nos figures ; tantôt elle est formée d'articles juxtaposés, ayant la forme de petits grains, les uns fibrillaires, les autres sarcoplasmiques. La bande Z est connue sous les noms de « disque mince », « disque intermédiaire » (*Zwischenscheibe* Z), *cloison transversale ;* cette dernière dénomination est la plus satisfaisante. Les disques Z cloisonnent en effet transversalement la fibrille ou la fibre en un certain nombre de compartiments ou cases superposées, appelées *cases musculaires* (W. Krause). A l'intérieur de chacune des cases, les disques fibrillaires se succèdent dans un ordre qui est le même pour toutes les cases. Les membranes Z divisent donc chaque fibrille et chaque fibre en segments équivalents et semblables, dont chacun forme un tout et représente une unité fibrillaire.

Prenons donc l'un quelconque de ces segments et voyons de quels élé-

ments il se compose. On y trouve d'abord en son milieu un disque ou plutôt un article allongé en forme de bâtonnet, qui se distingue par sa coloration plus sombre. C'est l'article ou disque Q, appelé « disque épais », ou sombre (fig. 369, *ds*), « disque transversal » (*Querscheibe* Q), « substance biréfringente » ou anisotrope. Sa forme varie beaucoup suivant les fibres musculaires qu'on examine et selon leur état de repos ou de contraction. Relativement court dans la figure 369, il est bien plus allongé dans le schéma (fig. 370) et dans la figure 371 il a la forme d'un bâtonnet légèrement étranglé en son milieu. On remarquera que, dans les figures 369 et 370, il se compose de trois parties successives, une moyenne plus claire, les deux autres terminales plus foncées ; on peut donc décrire Q comme composé de trois segments Q^1 et Q^2, sombres et Q*h* plus clair (fig. 370). L'existence de ce segment clair produit sur la fibrille, ou sur la fibre totale vue à un faible grossissement, l'aspect d'une bande claire traversant le disque Q en son milieu, qu'on appelle bande ou « strie de Hensen » (fig. 369, *h* ; fig. 370, Q*h*).

L'article Q est sombre, colorable, biréfringent et anisotrope.

Fréquemment il est parcouru en son milieu par une membrane mince et nette M, qui, comme Z, traverse toute l'épaisseur de la fibre (fig. 370).

La fibrille entre Q et Z est claire (fig. 369) ou rétrécie en un filament assez grêle (fig. 371). C'est là ce qu'on nomme le « disque clair », « substance monoréfringente » ou isotrope (E-J). Le plus souvent ce disque est ininterrompu, entre Z et Q ; mais fréquemment aussi il est interrompu et partagé en deux parties E et I par l'interposition d'un disque N plus colorable, le « disque accessoire » (*Nebenscheibe*). Ce disque N est inconstant et plus ou moins développé ; dans le schéma (fig. 370) il est très évident, tandis que dans la figure 371 c'est un petit épaississement de la fibrille, à peine visible. La substance E-J est claire, monoréfringente et isotrope, faiblement colorable, et s'oppose ainsi par tous ses caractères à la substance Q.

Si l'on fait abstraction pour un instant des membranes Z et M qui cloisonnent transversalement les fibrilles et la fibre, et qu'on néglige le disque N qui est inconstant et accessoire, on voit que chaque fibrille se décompose en une série d'articles allongés, de caractères opposés, l'un obscur Q (Q^1, Q^2 et Q*h*), l'autre clair, E-J, J-E. La fibrille est donc hétérogène, et cette hétérogénéité est un premier facteur de la striation transversale.

Mais la striation n'est pas faite que de ce seul facteur, dû à la constitution hétérogène même de la fibrille. La membrane M qui divise équatorialement le disque Q, et surtout la membrane Z qui cloisonne la bande claire des fibrilles en deux demi-bandes comprises chacune dans une case musculaire distincte, ces deux membranes cloisonnantes ajoutent à la striation transversale une complication de plus et sont un second facteur de striation. D'ailleurs, ce deuxième facteur diffère du premier par un caractère important. C'est que l'une et l'autre, traversant aussi bien les intervalles sarcoplasmiques interfibrillaires que les fibrilles elles-mêmes, n'appartiennent pas exclusivement à ces dernières, ne sont pas seulement des complications de la constitution fibrillaire, mais font partie du sarcoplasme et par conséquent de la substance cellulaire même de la fibre musculaire. Ce sont donc en quelque sorte, et cela est surtout vrai pour Z, des travées transversales de la charpente cellulaire, de tout autre nature que les fibrilles (Ranvier, Heidenhain) ;

elles représentent pour les fibrilles une sorte de plan d'appui, une membrane de soutien, qui, lors de la contraction des fibrilles, en maintient le parallélisme.

On voit donc que, dans le cas des fibres et des fibrilles striées qu'on décrit habituellement, celles des Vertébrés et des Arthropodes, deux éléments différents de structure, l'un fibrillaire, l'autre cellulaire, concourent à produire la striation transversale.

Il n'en est plus de même pour certaines fibres, dites « striées », qu'on connaît encore fort peu et qu'on a décrites chez des Invertébrés autres que des Arthropodes. On trouve de ces fibres striées, par exemple, dans le cœur d'un grand nombre d'Invertébrés, dans les muscles adducteurs des valves de la coquille chez certains Lamellibranches (*Pecten*), dans les muscles du corps des Salpes, des Chætognathes, etc. Les fibrilles de ces muscles (fig. 372) sont constituées d'articles successifs tour à tour fortement colorés et peu colorables, comparables aux disques sombres et aux disques clairs des autres fibres striées. Comme ces dernières, elles sont donc formées de fibrilles hétérogènes ; mais comme elles paraissent être, dans un certain nombre de ces muscles tout au moins, dépourvues de membranes Z, leur striation n'est pas aussi compliquée et ne saurait être identifiée à celle des fibres striées de Vertébrés et d'Arthropodes.

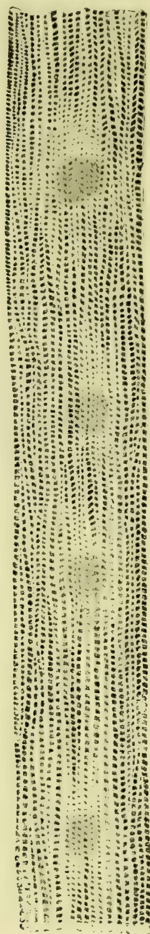


Fig. 372.— *Fibre musculaire d'une Salpe* (Salpa zonaria Pall.), *striation transversale.*

Vue à plat. × 125.

On pourrait, d'après cela, distinguer trois sortes de fibres musculaires : 1° des fibres lisses à fibrilles homogènes ; 2° des fibres striées à fibrilles hétérogènes (fibres dites striées des Invervébrés autres que les Arthropodes) ; 3° des fibres striées à fibrilles hétérogènes et à membranes de charpente cellulaire (fibres striées ordinaires des Arthropodes et des Vertébrés).

Il serait fort intéressant de pouvoir connaître la répartition histologique des divers constituants chimiques dont nous avons signalé plus haut l'existence. Le problème est malheureusement fort difficile à résoudre, et nous ne possédons à l'heure actuelle que des données très restreintes sur ce sujet. La lécithine, dont on se rappelle l'abondance dans le stroma musculaire, paraît cependant constituer en majeure partie la membrane Z, la strie *Qh* et probablement les disques N. Les substances qui dissolvent la lécithine (alcool, alcool éthéré), ou qui la détruisent facilement (acide chromique) attaquent la membrane Z entre les fibrilles, là où elle n'est pas protégée par les albuminoïdes de la bande E, décollent ainsi les fibrilles les unes des autres, et permettent la dissociation longitudinale de la fibre. Au contraire, les réactifs dissolvants des albuminoïdes (acides étendus, alcalis étendus, suc gastrique) agissent sur

les parois latérales de la fibrille et sur la bande claire, produisant ainsi la dissociation transversale en disques de BOWMANN (SCHIPILOFF et DANILEWSKY).

Quant aux albuminoïdes, ils sont en majeure partie concentrés dans le disque Q. Certaines considérations ont même conduit SCHIPILOFF et DANILEWSKY à se demander si la myostromine ne s'y trouverait pas à l'état de parcelles cristallines, très petites, orientées en groupes parallèles. On aurait ainsi une curieuse matérialisation de la théorie des disdiaclastes de BRÜCKE, dont il sera question plus loin. Mais on ne saurait dire si la biréfringence de certains articles du muscle est due à l'existence de telles particules cristallines, ou simplement à la tension mécanique de la fibre.

c) *Théories de la structure musculaire.* — On s'est fait de la structure musculaire, notamment dans les cas de fibres musculaires striées, des idées

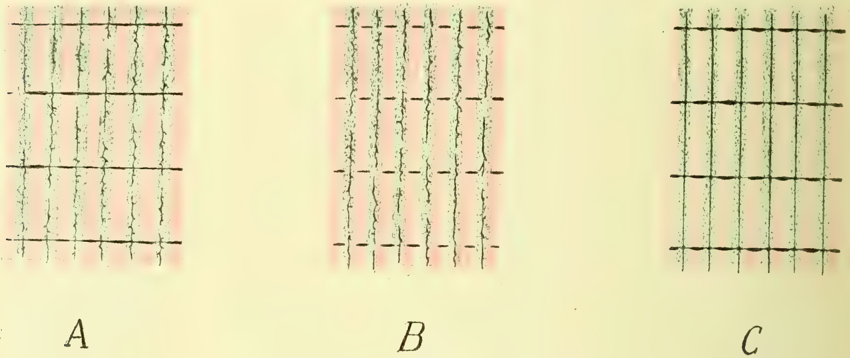


FIG. 373. — *Schéma des théories de la structure de la substance striée.*

A, théorie alvéolo-fibrillaire. — A, théorie fibrillaire. — C, théorie alvéolaire ou réticulaire. En rouge, la substance musculaire proprement dite ; en vert, le sarcoplasme ; en noir, la charpente cellulaire, différenciation du sarcoplasme.

fort différentes et plus ou moins grossières. Ces idées théoriques peuvent être groupées en trois principales catégories (fig. 373).

On peut désigner du nom de *théorie alvéolo-fibrillaire* une conception de la structure musculaire qui tient compte à la fois de l'existence des fibrilles et de celle d'une charpente cellulaire (fig. 373, A). La cellule musculaire, en effet, comme toute autre, renferme une charpente cytoplasmique, de forme alvéolaire ou réticulaire par exemple ; les membranes cloisonnantes, et en première ligne la membrane Z, sont des dépendances de cette charpente. En outre, et de plus que les autres cellules, la cellule musculaire a différencié des fibrilles musculaires, de constitution hétérogène. La structure musculaire est donc faite de deux éléments, l'un cellulaire ou alvéolaire, l'autre fibrillaire (RANVIER, HEIDENHAIN) ; c'est la théorie alvéolo-fibrillaire. Cette théorie est complétée pour ainsi dire et précisée par la théorie de la case musculaire, due à KRAUSE et adoptée par MERKEL, SCHÆFER, TOURNEUX et d'autres. Elle consiste à ajouter à la théorie alvéolo-fibrillaire ce complément important, que chaque membrane cloisonnante Z segmente la fibre musculaire et chacune de ses fibrilles constitutives en cases successives dont chacune est un élément, une unité musculaire.

Si de la théorie alvéolo-fibrillaire on retranche l'élément cellulaire, la charpente, il ne reste plus dans la cellule musculaire que des fibrilles ; c'est donc à présent une *théorie fibrillaire* (Apathy) (fig. 373, B).

Si, tout au contraire, on néglige les fibrilles et qu'on les nie, en les considérant comme le produit d'artifices de préparation, il ne reste plus que la charpente cellulaire, de structure réticulaire ou alvéolaire ; c'est maintenant une *théorie réticulaire* ou *alvéolaire*, bref cellulaire, de la structure du muscle (Van Gehuchten, Ramon y Cajal, Marshall, Melland) (fig. 373, C). Les auteurs qui se sont faits de la structure du muscle cette conception très particulière se sont appuyés sur l'examen d'images telles que celle de la figure 374. Cette figure montre un réseau à mailles régulières, à travées épaissies à des intervalles équidistants en des nodules ronds ou allongés. Ce réseau est le sarcoplasme lui-même ; ses travées longitudinales simulent des fibrilles ; les nodules qui les épaississent, et qui donnent l'aspect des disques transversaux de la fibre, seraient produits par la coagulation de la myosine liquide que renferme le suc musculaire dont les mailles sont baignées. L'image obtenue serait donc à la fois naturelle, par le sarcoplasme qui forme la figure même du réseau, et artificielle, par la myosine coagulée qui se dépose sur cette trame.

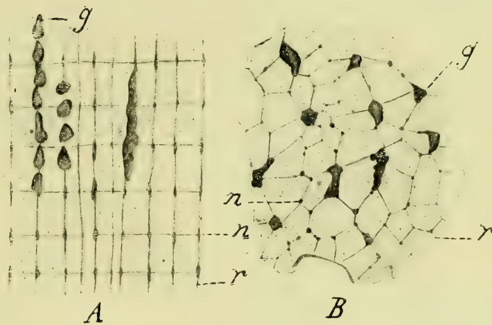


Fig. 374. — *Portion de fibre musculaire de Grenouille montrant la structure réticulaire.*

A, en coupe longitudinale. — B, en coupe transversale. — *r*, réseau. — *n*, nodules qui en épaississent les travées. — *g*, grains interstitiels. × 1000.

C. **Rapports du sarcoplasma et des fibrilles.** — Après avoir examiné séparément les caractères du sarcoplasma et ceux des fibrilles musculaires, il nous faut à présent mettre en rapport ces deux éléments constituants de toute cellule musculaire.

La figure schématique ci-contre (fig. 375) fera comprendre ce rapport.

Sur la coupe longitudinale, on voit des filaments, électivement colorables, qui courent dans la longueur de la fibre et sont contenus dans une gangue achromatique, où se voient quelques noyaux. Ces filaments sont les colonnettes musculaires *c*, composées elles-mêmes de fibrilles *f*. Le sarcoplasme n'est autre que la gangue achromatique, grenue ou délicatement réticulée, qui remplit tous les interstices des colonnettes et pénètre même (selon certains auteurs) entre les fibrilles. Il forme ainsi de véritables cloisons ou lames longitudinales, intercolonnaires ou même interfibrillaires (fig. 375).

Sur la coupe transversale, les fibrilles se présentent comme autant de grains ou de points groupés en petits amas, dont chacun est une colonnette. La section d'une colonnette musculaire, entourée par les cloisons sarcoplasmiques qui la séparent des colonnettes voisines, s'appelle *champ de Cohnheim* (fig. 375).

Voilà un premier cas, un peu idéal, des rapports qui peuvent se présenter entre les fibrilles et le sarcoplasme. Il consiste essentiellement dans les points suivants : les fibrilles sont groupées en colonnettes cylindriques; les colonnettes sont disséminées dans toute l'épaisseur de la cellule musculaire; le sarcoplasme, accumulé surtout vers l'axe de la cellule autour du noyau, s'étend entre les colonnettes en lames ou cloisons.

A ce cas typique, on peut rattacher les suivants, qui en diffèrent sur quelqu'un des points qui viennent d'être énumérés.

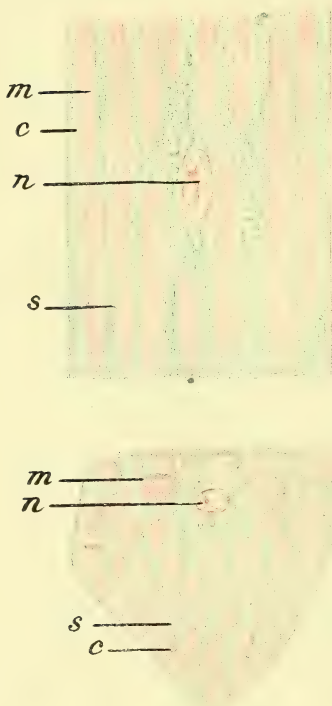


Fig. 375. — *Figure demi-schématique montrant la coupe longitudinale et la coupe transversale correspondante d'une fibre musculaire*

c, colonnettes musculaires. — *m*, fibrilles musculaires. — *s*, sarcoplasma, grenu et délicatement réticulé, pénétrant entre les colonnettes et même entre les fibrilles. — *n*, noyaux. Champs de Cohnleim sur la fibre coupée transversalement.

D'abord les fibrilles, au lieu de se grouper en colonnettes, peuvent demeurer isolées. Alors, bien entendu, elles seront très serrées les unes contre les autres, et séparées par de très minces cloisons sarcoplasmiques. Il s'ensuivra que la cellule musculaire sera relativement pauvre en sarcoplasme. On opposera de telles fibres, où le sarcoplasme est peu abondant, à celles où il est abondamment représenté, en les désignant comme fibres *pauvres en sarcoplasme* (*protoplasmaarme Fasern*).

Les colonnettes, au lieu d'être cylindriques ou prismatiques, et d'offrir sur la coupe transversale une section arrondie ou polygonale, peuvent affecter la forme de lames ou bandelettes orientées radialement dans la fibre, et agencées en bandes concentriques ou même sinueuses, séparées d'ailleurs les unes des autres par des cloisons radiaires de sarcoplasme qui partent d'un amas protoplasmique central (comme dans les muscles lisses des Sangsues et des Mollusques, et de bien d'autres Invertébrés, et dans des muscles striés tels que les muscles des pattes des Insectes, le muscle cardiaque de l'Homme, les muscles de la ligne latérale des Poissons osseux et ceux de la nageoire de l'Hippocampe, etc.) (fig. 376). Dans ce cas, comme dans le suivant, les fibres musculaires sont *riches en sarcoplasme* (*protoplasmareiche Fasern*).

Enfin, tandis que, dans le cas qui nous a servi de point de départ, les colonnettes sont à peu près uniformément réparties dans toute l'épaisseur de la fibre, il est fréquent qu'elles soient limitées à une zone périphérique, tandis que toute la portion axiale de l'élément, vide de substance musculaire, est occupée par le sarcoplasme et les noyaux. Cette disposition, qui est très répandue, est celle des fibres lisses des Vertébrés, d'un grand nombre de

fibres d'Invertébrés, des fibres striées des Vertébrés à l'état embryonnaire (fig. 377). On doit regarder cette disposition, dans laquelle les colonnettes forment une sorte de « manteau » autour d'un axe sarcoplasmique, comme étant la plus primitive (EIMER).

Une telle fibre, incomplètement transformée en substance musculaire, puisqu'elle conserve un axe épais de sarcoplasme, peut être dite « incomplète ». Elle se transformera en fibre « complète » par la différenciation de nouvelles fibrilles musculaires qui se forment dans la masse sarcoplasmique. Cette évolution s'observe aussi bien dans la série animale que dans les stades successifs du développement ontogénique. Cette fibre musculaire de l'embryon d'*Anguis* (fig. 377) est encore au stade incomplet.

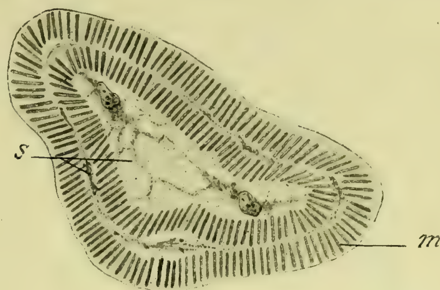


FIG. 376. — *Coupe transversale d'une fibre musculaire de la patte d'une Mouche* (Calliphora vomitoria).
m, colonnettes musculaires. — *s*, sarcoplasma. × 500

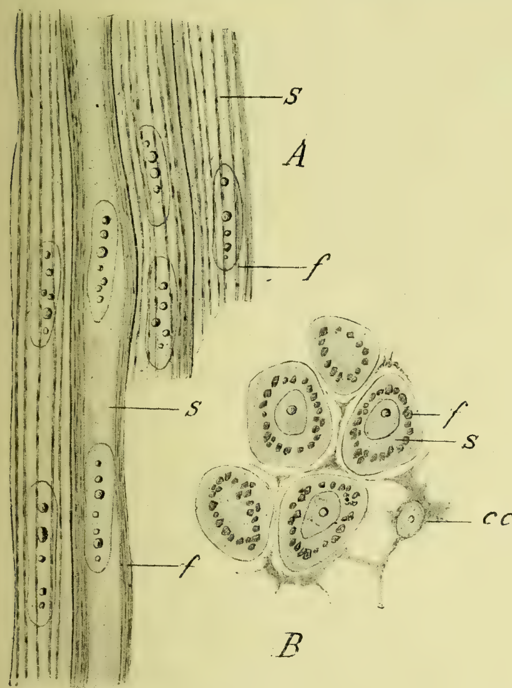


FIG. 377. — *Coupes longitudinale et transversale d'un muscle strié chez un embryon âgé d'*Anguis fragilis L.
A, coupe longitudinale. — B, coupe transversale. — *s*, sarcoplasma. — *f*, fibrilles ou plutôt colonnettes musculaires. — *cc*, cellule conjonctive. × 750.

ARTICLE 3. — FONCTIONNEMENT DE LA SUBSTANCE MUSCULAIRE. CONTRACTION MUSCULAIRE.

A. **Phénomènes extérieurs de la contraction musculaire.** — La contraction musculaire consiste dans un changement de forme de la cellule musculaire, qui se raccourcit en même temps qu'elle s'épaissit. La diminution de longueur peut être très considérable et réduire au 1/10 la longueur primitive d'une fibre au repos. L'épaississement donne lieu à un ventre musculaire plus ou moins gros.

Quand on examine à l'état vivant une fibre musculaire, obtenue par rapide dissociation d'un muscle dans un liquide indifférent, ou bien observée sur un animal transparent, on peut la voir se contracter.

On voit alors se produire sur la fibre des renflements, dus à une contraction localisée.

Ces renflements sont appelés *ondes musculaires* (ondes d'Aeby), parce qu'ils se propagent avec une vitesse plus ou moins grande le long de la fibre ; tantôt l'onde musculaire occupe toute la largeur de la fibre (onde totale) (fig. 378), tantôt elle est limitée à l'un de ses côtés (onde latérale). En raison de la difficulté qu'il y a à observer des détails fins de structure sur une cellule vivante, on a songé à tuer par des réactifs les fibres musculaires en voie de contraction, et on a ainsi substitué à l'étude de l'onde vivante celle beaucoup plus fructueuse de l'onde fixée. L'une et l'autre observation sont cependant passibles d'un grave reproche. C'est que l'onde musculaire est un phénomène anormal et ne représente pas la vraie contraction musculaire ; car, pour la produire, il faut que la fibre musculaire ait été détachée de ses insertions, et, sur un muscle en place, les fibres musculaires se contractent non pas par ondes successives, mais en masse. On s'est convaincu cependant qu'il n'y a pas de différence essentielle dans les phénomènes structuraux observés dans la contraction normale des fibres et ceux que présentent les ondes musculaires, et l'emploi de celles-ci dans l'étude des phénomènes intimes de la contraction est ainsi devenu légitime.



Fig. 378. — *Fibre musculaire* d'Astacus fluviatilis Rond. *en contraction avec ondes totales.*

r, partie de la fibre qui est au repos. — *on*, ondes totales. D'après Schiefferdecker et Kossel.

B. **Phénomènes intimes et théories de la contraction musculaire.** — *a*) *Phénomènes de la contraction musculaire.* — C'est en étudiant attentivement la structure des ondes musculaires qu'on a pu reconnaître quelques-unes des modifications qu'éprouve la substance musculaire en état de contraction. On y a vu que les cases musculaires diminuent de hauteur, c'est-à-dire que la distance entre deux membranes Z devient moindre. Cette diminution de hauteur est imputable surtout au raccourcissement des disques Q, qui est notable, a pu être mesuré (Engelmann) et qui montre que ces disques sont éminemment contractiles. On a constaté aussi (Merkel) qu'à un certain stade de la contraction, la substance musculaire devient homogène (stade homogène), si bien qu'on ne peut plus y distinguer aucun détail de striation. Enfin, on a vu apparaître, lors de la contraction complète, des disques ou bandes nouvelles, qui n'existaient pas auparavant : telle une « bande de contraction » épaisse, sombre, biréfringente, qui se montre au niveau de la membrane Z, qu'elle englobe et qu'elle masque.

Tels sont les principaux phénomènes observés. Ces phénomènes mêmes ont été mis en discussion, et n'ont pas été reconnus par tous les auteurs. Contre l'existence d'un stade homogène, par exemple, Ranvier a apporté l'ingénieux argument que voici. La fibre musculaire avec sa striation parallèle réalise un réseau, au sens des physiciens, capable de produire un spectre ; on obtient en effet avec un muscle un spectre musculaire. Or, le spectre

musculaire ne disparaît pas dans un muscle en contraction, et par conséquent ne disparaît à aucun moment la striation qui est la condition indispensable de la formation du spectre; le stade homogène ne peut donc exister.

Là où la difficulté a été plus grande encore, c'est quand il s'est agi de mettre en série les phénomènes observés, de leur donner la place et l'importance qui leur revient dans l'acte de la contraction, autrement dit de dresser un tableau microscopique complet de la contraction musculaire. On a dû, en raison de l'insuffisance des faits d'observation, faire appel à des hypothèses, destinées à combler les lacunes. Aucune théorie histologique de la contraction musculaire n'est donc entièrement fondée sur les faits.

b) *Théories de la contraction musculaire.* — Toutes les théories qui ont été jusqu'ici proposées pour expliquer la contraction musculaire sont des théories mécaniques plus ou moins parfaites et invoquent un mécanisme plus ou moins grossier. Elles expliquent le mécanisme de la contraction totale d'un muscle et d'une fibre musculaire par le mécanisme des éléments contractiles essentiels de la fibre musculaire, ou même par celui des particules dont ces éléments sont formés à leur tour ; ce sont des théories élémentaires ou particulaires qui ne font que reculer le problème.

C'est ainsi que pour Bowman le raccourcissement de la fibre musculaire est dû au raccourcissement de chacun des éléments, des *sarcous elemens*, de la substance musculaire. C'est aussi une théorie élémentaire que celle qui attribuerait, dans l'hypothèse de la structure réticulaire de la substance musculaire, la contraction à celle du réseau de la fibre musculaire.

Les théories particulaires d'Engelmann, Ranvier, Merkel sont déjà plus parfaites. Celle de Merkel a été trouvée l'une des plus satisfaisantes et a été le plus souvent adoptée (par Rollett, Frédéricq, Tourneux, etc.) parce qu'elle a l'avantage de donner un tableau complet des phases de la contraction musculaire (fig. 379). L'élément musculaire, compris dans la case musculaire, est formé par trois substances, appelées « disdiaclastique », « cinétique » et « plasmatique ». A l'état de repos, la substance disdiaclastique, qui est anisotrope, et la substance cinétique, qui est isotrope et colorable, forment par leur mélange la matière du disque Q, tandis que la substance plasmatique, isotrope, constitue la bande claire. Dans une phase intermédiaire entre l'état de repos et l'état contracté, toutes ces substances se mélangent, de sorte que la striation disparaît (stade homogène). Puis, lors de la contraction, la substance cinétique émigre dans la bande claire et vient s'accumuler dans cette bande, de chaque côté de la membrane Z, qu'elle recouvre et cache, pour former là une bande nouvelle, propre à l'état contracté, colorable et anisotrope, qui est la « bande de contraction » (*Contractionsstreifen*) des auteurs (*Cs*). Pendant ce temps, la substance plasmatique, quittant la bande claire, venait imbiber et gonfler la substance disdiaclastique du disque Q. L'état de contraction est donc caractérisé par une « inversion de la striation », puisque ce qui était colorable et anisotrope ne l'est plus, et que la bande claire a été remplacée par une bande colorée et biréfringente (fig. 379). C'est là, on le voit, une théorie essentiellement mécanique et particulaire.

Pour Engelmann, les disques sombres Q augmentent de volume, pendant

la contraction, en s'imbibant d'un liquide qui leur est fourni par les bandes claires, lesquelles s'amincissent. Ces changements s'expliquent à leur tour en admettant que les disques Q sont formés de particules allongées, qui, par suite de l'imbibition, tendent à prendre une forme sphérique. Il en résulte

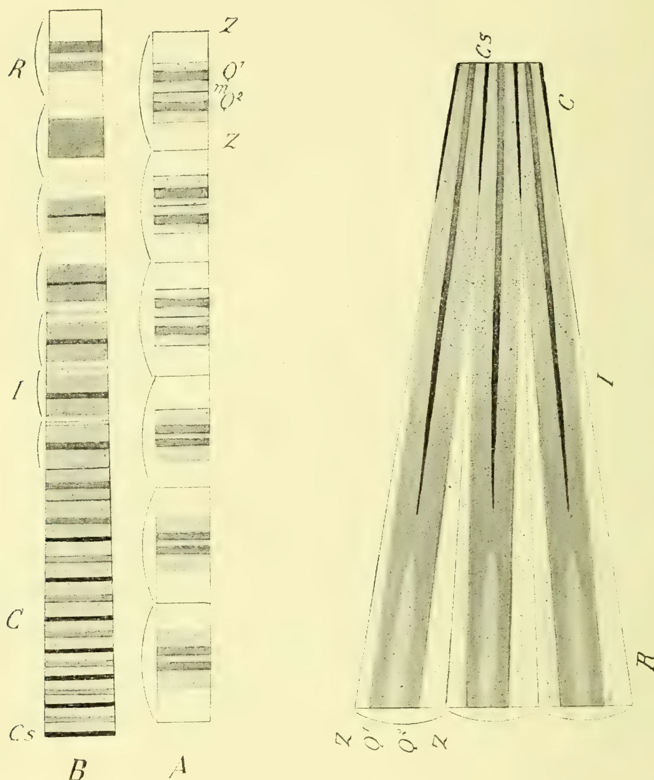


Fig. 379. — *Schémas de la contraction d'une fibre musculaire.*

Dans l'un de ces schémas la fibre musculaire, partagée en deux tronçons A et B qui se suivent et qu'on doit raccorder bout à bout par la pensée, offre en série longitudinale les états successifs par lesquels elle passe depuis la phase de repos R jusqu'à la phase de contraction C en traversant une période intermédiaire I. Ces états se succèdent comme dans une onde totale. Les accolades marquent l'étendue d'une case musculaire entre deux membranes Z et Z. Entre les deux moitiés des disques Q, Q¹ et Q², se voit la bande moyenne *m*. Tout le tronçon A de la fibre est au stade repos, de même que la case supérieure du tronçon B. A la période intermédiaire I, la fibre offre le stade homogène. A la phase de contraction C apparaît la bande de contraction *Cs*.

L'autre schéma offre les mêmes phases se succédant en direction transversale et suivant le diamètre de la fibre ; le bord gauche de la fibre est au repos ; le bord droit est en contraction et ferait partie d'une onde latérale. On retrouve, en allant de gauche à droite, les mêmes états successifs R, I, C de repos intermédiaire et de contraction. Signification des autres lettres comme ci-dessus. D'après Tourneux.

que, dans l'état de contraction, la bande claire isotrope devient plus foncée, et le disque sombre, anisotrope, devient plus clair.

Pour Ranvier, au contraire, les disques Q diminuent de longueur dans la fibre contractée en s'épaississant, et d'allongés qu'ils étaient en forme de bâtonnets se rapprochent de la forme sphérique, prenant ainsi une forme

correspondant à une plus petite surface. Ces changements sont dus à ce qu'ils abandonnent une partie du liquide qui les imbibait, liquide qui, en s'accumulant aux côtés du disque Q, concourt à l'élargissement de celui-ci, à l'accroissement du diamètre transversal de la fibre musculaire, et à son durcissement dans l'état de contraction.

Toutes ces théories mécaniques, élémentaires, ou même particulaires, doivent faire place à une théorie véritablement physique de la contraction musculaire.

La cellule musculaire est celle qui possède au plus haut degré la propriété contractile du protoplasma, due simplement aux énergies de diverses formes que le muscle reçoit du milieu ambiant. Les phénomènes de l'électro-capillarité expliquent très bien la contractilité musculaire. Lorsque le potentiel électrique des diverses surfaces de contact entre les articles de la fibre musculaire se trouve modifié d'une façon quelconque, soit par l'intermédiaire des nerfs (excitant nerveux), soit par l'énergie libérée dans une réaction chimique (excitants chimiques), la forme de ces surfaces tend à se modifier, et une analyse mécanique très simple montre que le résultat est de contracter la fibre. La fibre striée, où l'on rencontre des triples contacts entre le disque sombre, la bande claire et le sarcoplasme, se montre beaucoup plus sensible que la fibre lisse, et son fractionnement en une foule d'articles très petits, par conséquent fort actifs au point de vue capillaire, donne à l'ensemble une puissance considérable. Comme il y a réciprocité entre les déformations de surfaces et les variations électriques, un simple choc (excitants mécaniques) produit une variation de potentiel, qui, en se propageant, détermine encore la contraction.

La contraction paraît s'accompagner d'une légère usure des substances albuminoïdes du muscle, avec formation de bases créatiniques, mais le principal changement chimique consiste dans l'apparition d'une forte quantité d'acide lactique, qui peut lui-même être brûlé partiellement ou totalement en anhydride carbonique et eau. Cet acide lactique se forme au détriment du glycogène musculaire, et surtout du glucose incessamment apporté par le sang; le sucre du sang est donc la source primordiale de l'énergie mise en œuvre dans la contraction musculaire, les réserves hydrocarbonées du tissu musculaire lui-même jouant ici un rôle secondaire.

CHAPITRE III

La cellule musculaire.

Toute cellule musculaire est constituée par deux éléments : la substance cellulaire (noyaux et sarcoplasma) et la substance fibrillaire ou musculaire (fibrilles).

Il y a de nombreuses espèces de cellules musculaires et il est difficile de trouver un bon principe de classification.

On sait que la division classique est celle qui distingue des *fibres musculaires striées,* renfermant des fibrilles striées, et des *fibres musculaires lisses*, qui ont des fibrilles homogènes. Cette distinction classique ne se double pas, d'une différence d'origine, puisque des fibres de provenance épithéliale peuvent offrir tantôt de la substance musculaire lisse, tantôt de la substance musculaire striée ; de même pour les fibres mésenchymateuses, qui elles aussi sont lisses ou striées. Réduite donc à une différence purement morphologique, cette distinction n'est d'ailleurs pas fondamentale ; car il est arbitraire de tracer une ligne de démarcation profonde entre la substance lisse et la substance striée, et il peut y avoir entre les deux des intermédiaires. La division des muscles en catégories lisse et striée est donc artificielle et n'a d'autre droit à l'existence que celui qu'elle tient de la coutume. Aussi a-t-on songé à d'autres principes de division, comme à celui qui distinguerait des cellules musculaires et des fibres musculaires : les premières courtes, les secondes allongées ; ou mieux, les premières, quelle que soit leur forme, caractérisées par l'existence d'un seul noyau, les secondes renferment des noyaux très nombreux. On peut encore opposer aux éléments musculaires qui demeurent isolés les uns des autres ou se juxtaposent en faisceaux pour former des muscles fasciculés, ceux qui s'anastomosent en réseaux, constituant ainsi des muscles réticulés.

Tenant compte de ces divers éléments de classification, sans en choisir un à l'exclusion des autres, nous examinerons successivement les espèces morphologiques suivantes d'éléments musculaires : les fibres lisses ou cellules musculaires lisses des Vertébrés ; les fibres musculaires des Invertébrés ; les fibres striées des Arthropodes et des Vertébrés ; les réseaux musculaires.

Ce sont là des espèces morphologiques d'éléments musculaires. Il sera en outre intéressant de comparer entre eux ces éléments musculaires au point de vue physiologique et de distinguer des espèces physiologiques.

Article premier. — FIBRES MUSCULAIRES LISSES DES VERTÉBRÉS

De tous les éléments musculaires, ce sont ceux qui se rapprochent le plus de la forme cellulaire ordinaire ; aussi les a-t-on souvent nommées

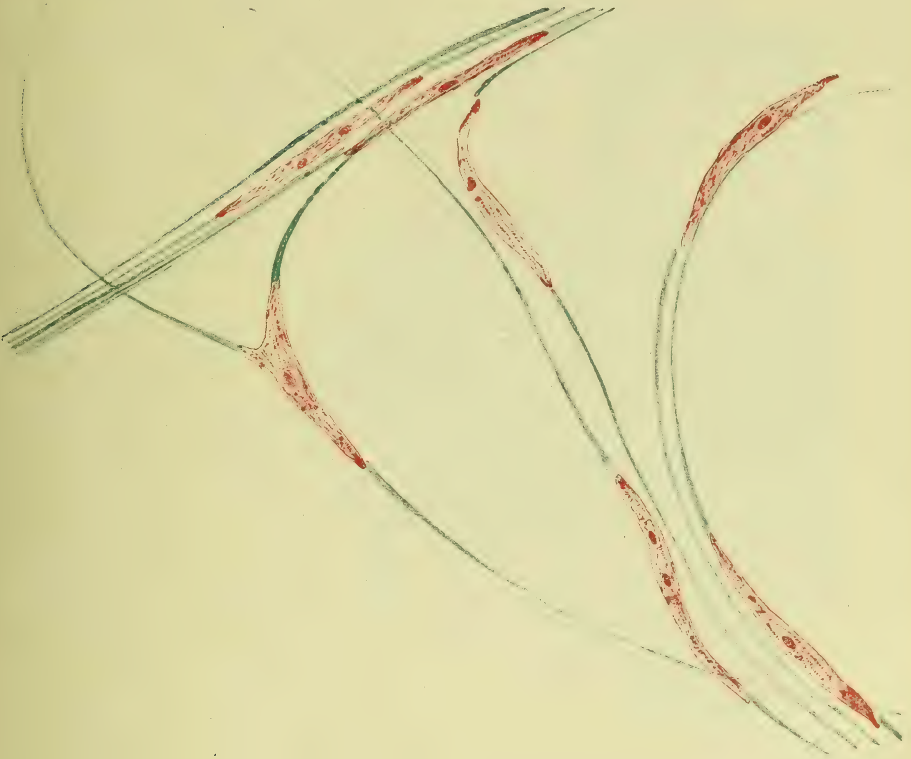


Fig. 380. — *Fibres musculaires lisses de la vessie de* Salamandra maculosa Laur. L'une d'elles est trifurquée. $\times$ 330.

« fibres-cellules », « cellules musculaires lisses ». Ce sont (fig. 380) des éléments fusiformes, plus ou moins allongés. Dans la partie renflée se trouve un noyau, qui a la forme d'un ellipsoïde ou d'un bâtonnet ; il est logé dans un amas de sarcoplasma grenu qui se prolonge dans l'axe de la fibre. Tout autour règne une écorce de substance musculaire, où l'on distingue souvent des stries longitudinales, indices de la présence des fibrilles musculaires.

Sur des coupes transversales, perpendiculaires à leur grand axe, les fibres musculaires figurent des champs arrondis ou polyédriques, plus ou moins considérables, selon que la section intéresse la partie renflée ou les extrémités amincies de la fibre, plus ou moins colorés selon que la fibre est ou non en état de contraction (fig. 381). Le centre de beaucoup de fibres

offre la coupe arrondie du noyau. A un fort grossissement, on verrait autour de celui-ci une zone de sarcoplasme grenu, entourée elle-même par une écorce de substance musculaire fibrillaire.

Les fibres musculaires lisses sont très répandues chez les Vertébrés. Elles forment la paroi musculaire des vaisseaux et des viscères (estomac, intestin, bronches, vessie, uretère, etc.), constituent les muscles cutanés, et sont encore disséminées dans le tissu conjonctif de certains organes (rein, rate).

Article 2. — FIBRES MUSCULAIRES DES INVERTÉBRÉS

Les éléments musculaires des Invertébrés, autres que les Arthropodes, sont tantôt formés de substance lisse, tantôt et plus rarement de substance striée ou du moins hétérogène. Leur forme est très variable, et à ce point de vue on peut distinguer trois types principaux, fondés sur les rapports qu'offre la portion trophique (sarcoplasme et noyaux) avec la portion musculaire ou fibrillaire.

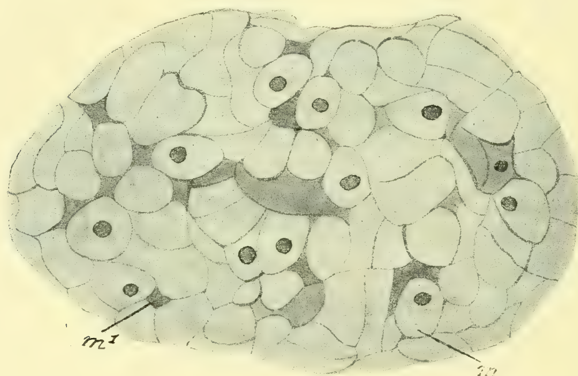


Fig. 381. — *Fibres musculaires lisses du canal déférent du Cheval, en coupe transversale.*

m, fibres au repos, plusieurs d'entre elles contenant un noyau. — m^1, fibres en contraction. × 600.

Comme exemple des éléments de la première sorte, dite *type axial*, on peut citer les fibres musculaires lisses d'un muscle d'Escargot, très semblables par leur forme aux fibres-cellules des Vertébrés, et possédant comme elles un sarcoplasme nucléé axial et une écorce musculaire. Les fibres musculaires lisses de la paroi du corps d'une Sangsue n'en diffèrent pas essentiellement. Ce sont des fibres cylindriques, très longues. Comme les précédentes, elles se composent d'un axe sarcoplasmique et d'une écorce musculaire (fig. 382), dans laquelle on peut voir des stries longitudinales qui correspondent à autant de fibrilles musculaires lisses, c'est-à-dire homogènes. Ces deux exemples suffisent à caractériser le type axial, qui consiste en ce que le sarcoplasme et le noyau occupent dans la fibre une position axiale, comme dans les fibres lisses des Vertébrés.

Bien différentes sont les fibres musculaires de la paroi du corps chez un Ascaride du Cheval et en général chez un Nématode quelconque. Elles sont remarquables par leur taille énorme, qui peut atteindre plusieurs millimètres, par l'abondance du sarcoplasme et surtout par les rapports très spéciaux qu'il affecte avec la substance musculaire de la fibre. Dissociées, ces cellules se présentent comme des éléments fusiformes, au côté desquels

sont appendues des masses de sarcoplasme grenu, avec un noyau (fig. 383). Sur des coupes transversales du corps (fig. 384), intéressant ces fibres perpendiculairement à leur axe on reconnaît que la substance musculaire est une gaine incomplète, incurvée en gouttière autour d'un axe sarcoplasmique ; cet axe dépasse les bords de la gouttière, et fait hernie en dehors d'elle en formant cet appendice sarcoplasmique et nucléé qu'on voyait sur les dissociations. Le sarcoplasme et le noyau sont donc ici hors de la substance musculaire et non situés dans son intérieur ; au lieu d'un type axial, c'est un *type latéral*.

Enfin, chez les Platodes, les Trématodes par exemple, il est très vraisemblable que le sarcoplasme et le noyau se dégageant de plus en plus de la portion musculaire, forment une masse qui lui est tout à fait extérieure, et lui est habituellement rattachée par quelques prolongements sarcoplasmiques (fig. 385) ; ce sera cette fois le *type extérieur*.

Le dessin schématique (fig. 386) fera comprendre la différence de ces divers types de constitution.

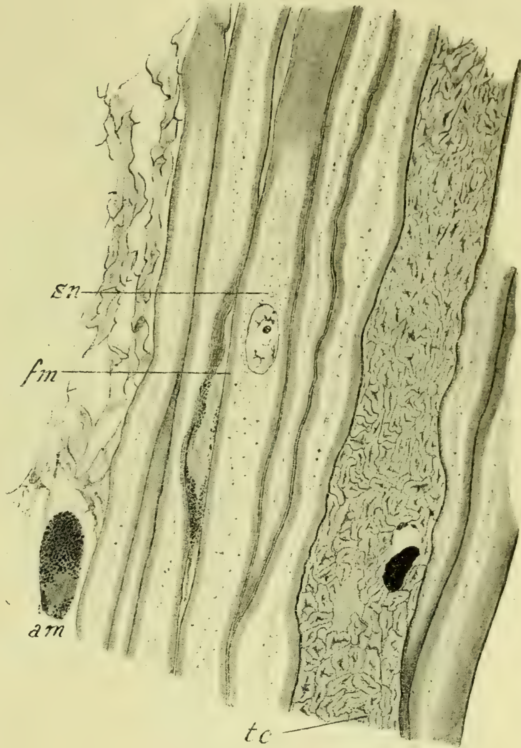


Fig. 382.— *Portion de la paroi du corps d'une Sangsue* (Hirudo medicinalis L.) *avec la coupe longitudinale des fibres musculaires.*

fm, fibre musculaire et spécialement son écorce musculaire.— *sn*, axe sarcoplasmique et noyau. — *am*, amibocyte. — *tc*, tissu conjonctif. × 500.

Article 3. — FIBRES MUSCULAIRES STRIÉES DES ARTHROPODES ET DES VERTÉBRÉS.

Les fibres musculaires striées des Arthropodes et des Vertébrés représentent le type le plus élevé des éléments musculaires. Leur forme très allongée satisfait aux conditions exigées d'une cellule musculaire. Leur substance musculaire qui présente une striation compliquée peut être considérée comme la plus parfaite qu'on connaisse.

A un faible grossissement (fig. 387) une fibre du muscle gastrocnémien de Grenouille est un élément cylindrique ou plus exactement prismatique, légèrement épaissi à ses deux extrémités par lesquelles il s'attache aux tissus voisins. On reconnaît facilement que sa substance est striée, aussi bien en long qu'en travers. La striation longitudinale est l'expression de la présence des fibrilles qui constituent essentiellement et qui caractérisent toute fibre

musculaire. La striation transversale accuse ce détail de structure, qui distingue la fibre musculaire striée de la fibre musculaire lisse. En effet, puisque les fibrilles musculaires sont juxtaposées parallèlement les unes aux autres, si, ces fibrilles étant striées, les articles de même nature, sombres par exemple, de toutes ces fibrilles se disposent tous sur un même plan transversal, cette disposition se traduira sous un grossissement faible par l'aspect d'une bande transversale, et ainsi de suite pour tous les articles successifs des fibrilles ; d'où l'image de la striation transversale (fig. 388). Des noyaux allongés sont disséminés en grand nombre dans la fibre musculaire striée. Avec un objectif assez fort, on verrait que du protoplasma (sarcoplasma) est interposé entre les fibrilles, abondant surtout au voisinage des noyaux. Enfin, une membrane mince (sarcolemme ou myolemme), qu'on ne voit sur cette préparation qu'aux extrémités de la fibre, entoure complètement cet élément musculaire.

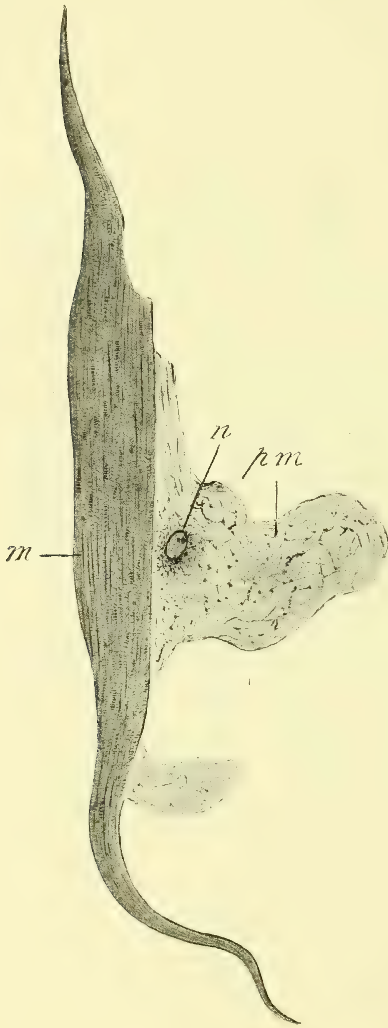


Fig. 383.— *Fibre musculaire de la paroi du corps d'un Nématode* (Ascaris megalocephala Cloq.). *m* partie musculaire de la fibre — *n*, noyau. — *pm*, prolongement ou appendice interne de la fibre musculaire. × 60.

La taille et la forme des fibres musculaires striées varient beaucoup. Leur longueur peut atteindre chez l'Homme 12 centimètres. Le plus souvent simple, la fibre est cependant fréquemment ramifiée à ses extrémités, notamment dans le cas des muscles qui s'attachent à la peau ou aux muqueuses, comme ceux des lèvres et de la langue des Mammifères ; d'après certains auteurs, on trouverait des fibres ramifiées dans tous les muscles striés.

Suivant l'abondance du sarcoplasme, la situation de ce sarcoplasme et des noyaux, l'arrangement des colonnettes, et les rapports des deux éléments de constitution, protoplasmique et fibrillaire, il existe, comme on l'a vu plus haut, un certain nombre de types différents de cellules musculaires.

C'est ainsi que nous avons pu, nous fondant sur l'abondance plus ou moins grande du sarcoplasme, distinguer des fibres riches et des fibres pauvres en protoplasma. Ces variations s'observent encore si on ne considère que le groupe restreint des fibres musculaires striées des Vertébrés supérieurs.

Aux variétés histologiques correspondent d'ailleurs des types macroscopiques distincts, qui ont fixé l'attention tout d'abord. Il y a ainsi (RANVIER), chez le Lapin, quelques muscles rouges de structure spéciale, au milieu de la chair musculaire, généralement blanche (tels les muscles soléaire et demi-tendineux) : le muscle rouge formé de fibres riches, le muscle blanc de fibres pauvres en sarcoplasme. Chez l'Homme, dont la musculature est généralement rouge, il existe nombre de muscles dans lesquels certaines fibres ont une structure particulière ; dans un même muscle de l'Homme, il y a des fibres claires, pauvres en sarcoplasme, et des fibres troubles et foncées, à sarcoplasme abondant (GRÜTZNER) (fig. 389).

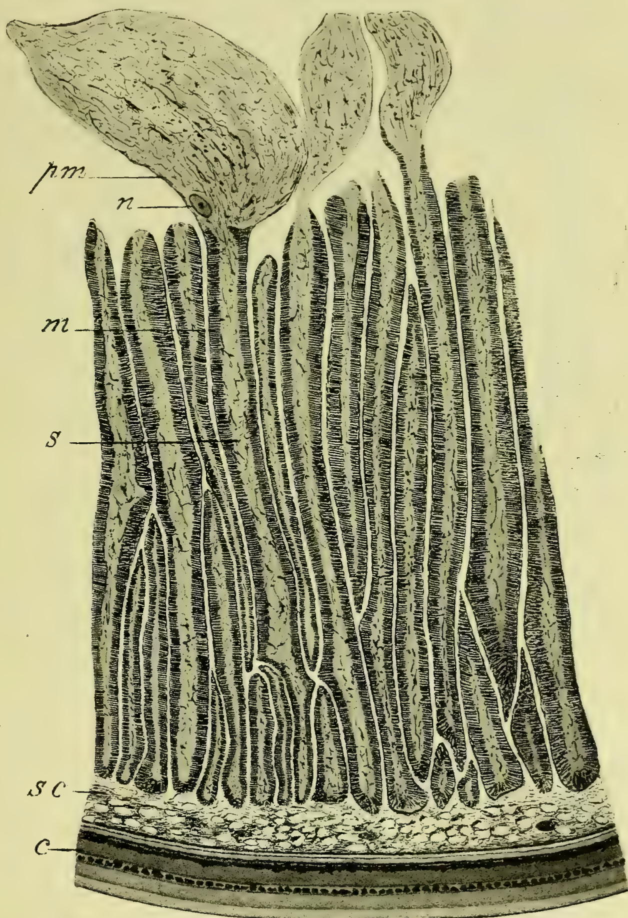


FIG. 384. — *Coupe transversale de la paroi du corps d'un Nématode* (Ascaris megalocephala CLOQ.)

m. écorce musculaire. — *pm*, prolongement musculaire ou appendice interne de la fibre. — *s*, sarcoplasme axial. — *n*, noyau. — *c*, cuticule. — *sc*, sous-cuticule. × 200.

Les fibres musculaires striées constituent tous les muscles des Arthropodes, aussi bien ceux qui servent à la vie de relation que ceux des viscères chargés de la vie végétative (par exemple les muscles des antennes et des pattes comme ceux de l'intestin et des organes génitaux). Ce sont ces mêmes fibres qui, chez les Vertébrés, composent les muscles volontaires de la paroi du corps et des membres, ou plus exactement tous ceux qui se contractent brusquement et dont la contraction est de courte durée : tels ceux des membres, de la paroi abdominale, du pharynx, etc.

On a voulu faire une catégorie à part des *muscles thoraciques* qui meuvent les ailes chez les Insectes. Ces muscles, appelés, en raison de leur

coloration, « muscles jaunes », avaient été aussi nommés « muscles atypiques » parce qu'on croyait qu'ils s'écartaient du type habituel, ou encore *muscles fibrillaires* (KÖLLIKER), en raison de leur constitution particulière. C'est qu'en effet les fibrilles musculaires, ici très épaisses (qui équivalent d'ailleurs à des colonnettes) n'y sont pas réunies solidement en fibres, de telle sorte que sur les préparations ordinaires par dissociation, les fibrilles se séparent très facilement les unes des autres, et l'on a ainsi l'illusion d'une constitution atypique et fibrillaire. En réalité, comme KÖLLIKER et RAMON Y CAJAL l'ont surtout montré, ces prétendus muscles atypiques ne sont qu'en apparence différents des autres muscles striés.

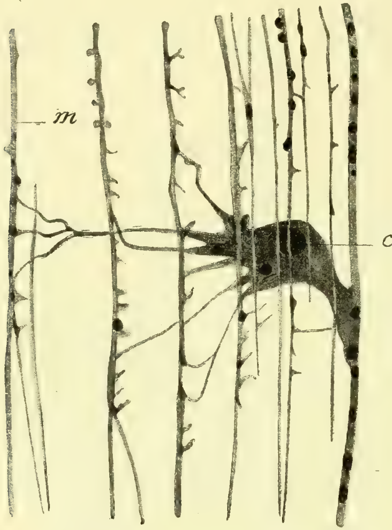


FIG. 385. — *Muscles longitudinaux d'un* Cercariacum *m*, fibres musculaires. — *c*, cellule (sarcoplasme et noyau). D'après BETTENDORF. × 900.

ARTICLE 4. — RÉSEAUX MUSCULAIRES.

Nous avons vu que très fréquemment les fibres musculaires sont ramifiées à leurs extrémités. On peut ajouter qu'exceptionnellement aussi et çà et là elles s'anastomosent par leurs ramifications ; il en résulte donc des réseaux musculaires. La

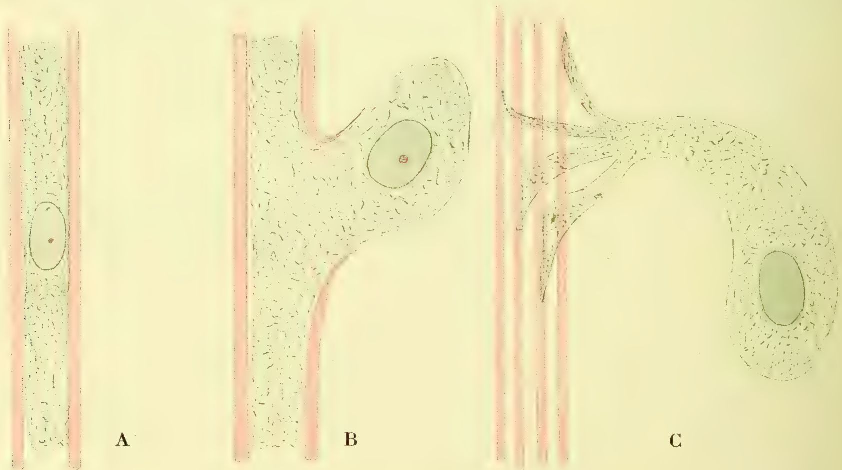


FIG. 386. — *Schéma montrant les trois types de cellules musculaires existant chez les Invertébrés.* A, type axial. — B, type latéral. — C, type extérieur. La substance musculaire est en rouge, le sarcoplasme et le noyau sont colorés en vert.

formation de réseaux, au lieu d'être exceptionnelle et sporadique, peut devenir la règle et s'observer dans des muscles qui n'existent pas autrement que sous la forme réticulée, où tous les éléments musculaires sont

réunis ensemble. Ces réseaux peuvent être formés de muscles lisses ou de muscles striés. Comme exemple de réseaux musculaires lisses, on peut citer les muscles des cæcums digestifs de la Sangsue. Parmi les réseaux musculaires striés, il faut nommer surtout les muscles de l'intestin et des organes génitaux des Insectes, et le muscle cardiaque des Vertébrés.

Le muscle cardiaque des Vertébrés est formé par un *réseau musculaire strié*, constitué



Fig. 387. — *Fibre musculaire striée du gastrocnémien de la Grenouille.*

Isolée par dissociation. — *n*, noyaux. — *s*, sarcolemme. — *t*, *t*, tendons. × 50.

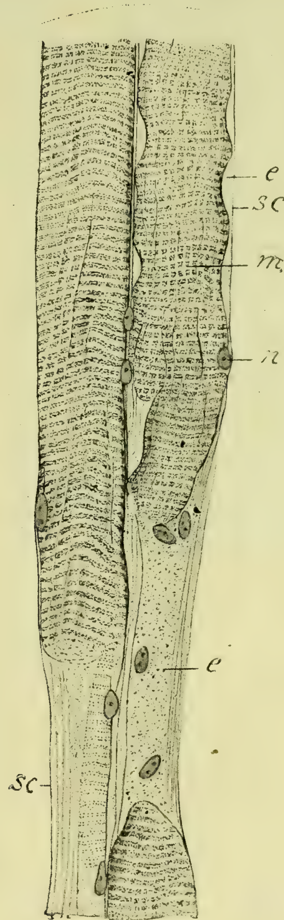


Fig. 388. — *Fibres musculaires du grand adducteur du Chien*

m, fibre musculaire. — *n*, noyaux. — *sc*, sarcolemme. — *e*, *e*, espaces vides produits par la rétraction de la substance musculaire à l'intérieur de la gaine de sarcolemme. D'après Ranvier.

par des travées improprement appelées fibres. On a considéré long-

temps le réseau musculaire cardiaque comme dû à l union bout à bout et aux anastomoses latérales de cellules musculaires striées, courtes, uni ou binucléées, qu'on peut isoler les unes des autres par divers moyens (fig. 390). Le schéma du muscle cardiaque était par suite celui de la figure 391, A. Les recherches embryologiques de plusieurs auteurs (GODLEWSKI, MARCEAU) et les études qu'a faites HEIDENHAIN du muscle cardiaque adulte obligent à modifier ce schéma et à se représenter le réseau cardiaque comme un syncytium, dans lequel se produisent secondairement des cloisonnements qui donnent l'illusion de segments cellulaires (fig. 391, B).

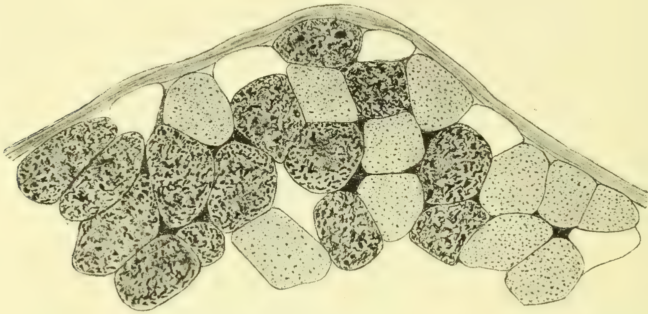


FIG. 389.— *Portion de la coupe transversale d'un muscle trapèze de l'Homme avec les fibres claires et les fibres troubles.* D'après SCHAFFER.

ARTICLE 5. — ESPÈCES PHYSIOLOGIQUES DE CELLULES MUSCULAIRES.

Les muscles se distinguent les uns des autres, soit ceux d'un même animal, soit ceux d'espèces animales différentes, par leur fonctionnement. Les uns se contractent lentement (muscles lents), mais la contraction y est durable ; chez les autres (muscles rapides), la contraction s'établit brusquement et se fait rapidement; certains ont une aptitude plus grande que d'autres à entrer en tétanos ; quelques-uns ont une contraction rythmique, périodique, qui manque aux autres, etc. Il y a donc des variétés physiologiques nombreuses de cellules musculaires.

Nous savons qu'il existe d'autre part de nombreuses variétés morphologiques. La question a donc nécessairement dû se poser, de savoir s'il y avait correspondance entre les propriétés physiologiques et les caractères morphologiques, si, étant donnée telle modalité fonctionnelle, on était sûr de trouver telle particularité structurale correspondante. Disons tout de suite que la corrélation des types morphologiques et des espèces physiologiques n'est pas encore établie, et que la relation nécessaire entre la fonction et la structure du muscle demeure indéterminée (ROLLETT).



FIG. 390. — *Cellules musculaires du cœur du Cobaye dissociées.* × 330.

Deux caractères morphologiques sont surtout importants à considérer : la striation d'une part, et, d'autre part, la quantité du sarcoplasme. Nous savons qu'on peut opposer l'une à l'autre la cellule à fibrilles lisses ou homogènes et la cellule à fibrilles striées hétérogènes, comme s'opposent aussi les éléments riches et les éléments pauvres en sarcoplasme. Nous avons à examiner si la striation entraîne avec elle une modalité particulière du fonctionnement, si la richesse en sarcoplasme se traduit par un mode spécial de contraction.

Pour ce qui est de la striation, il a été établi par beaucoup d'auteurs,

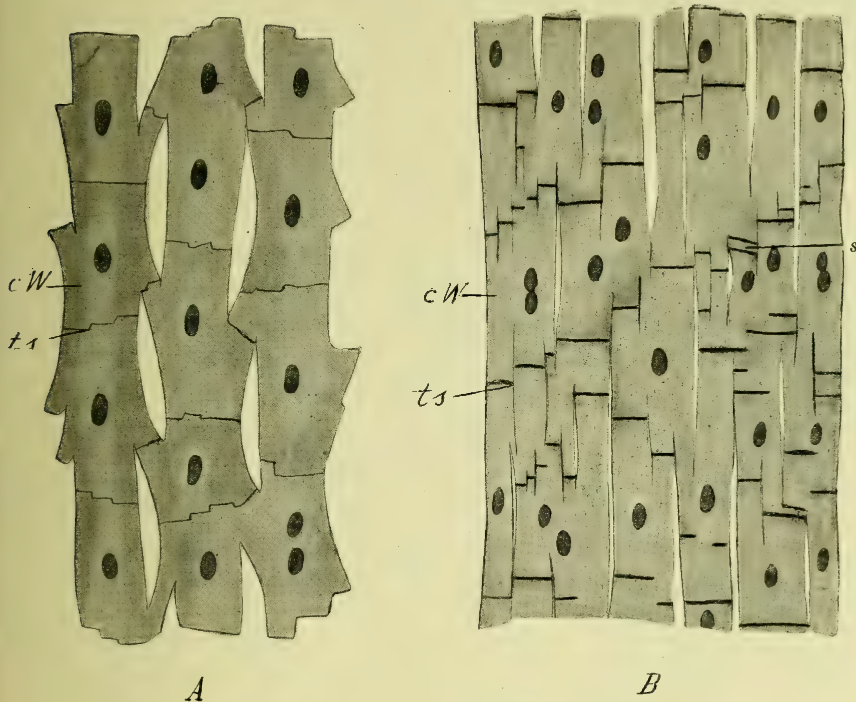


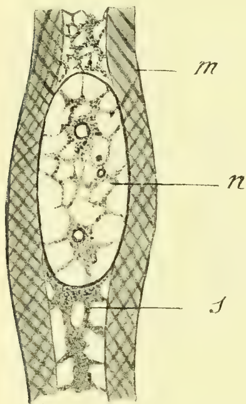
Fig. 391. — *Schéma du réseau musculaire cardiaque.*

A, ancienne conception. Des cloisonnements en forme de traits scalariformes *ts* découpent dans le réseau des segments cellulaires dits de Weismann *cW* (cellules musculaires cardiaques).

B, schéma de Heidenhain. Les cloisonnements ou traits scalariformes *ts* séparent non seulement des segments cellulaires *cW*, mais encore de courts segments cellulaires *s*. D'après Heidenhain.

notamment par Ranvier, et il est à présent classiquement admis que chez les muscles lisses la contraction survient lentement et s'effectue avec lenteur, tandis que la contraction des muscles striés est brusque et rapide. Aussi voit-on partout l'état lisse ou strié de la substance musculaire en rapport avec le genre de contraction du muscle. Si l'on compare entre elles des espèces animales différentes, on constate que celles qui ont les mouvements les plus vifs possèdent des muscles striés, tandis que les muscles sont lisses chez celles qui se meuvent avec lenteur ; chez les Arthropodes et surtout les Insectes les muscles du corps sont striés, tandis qu'ils sont lisses chez les Mollusques ; des espèces sédentaires ne possèdent que

des muscles lisses, au lieu que les formes nageantes et pélagiques, comme les Salpes, les Chætognathes, ont des muscles striés, à fibrilles hétérogènes. Un même organe musculaire peut avoir une structure différente chez divers animaux où il fonctionne différemment. Ainsi le muscle adducteur des valves, qui sert aux Mollusques Lamellibranches à fermer la coquille, est habituellement lisse ; mais chez le Peigne, qui nage en ouvrant et fermant alternativement ses valves, ce muscle se compose de fibres striées, sauf dans sa partie périphérique, qui produit l'occlusion tonique des valves et lutte contre le ligament élastique qui tendrait à les ouvrir. Des animaux dont la musculature est en général lisse possèdent çà et là des organes musculaires à fibres striées transversalement ; ainsi les muscles du pharynx et du cœur de la Paludine, le muscle rétracteur chez l'Escargot, etc. Inversement, dans des groupes, comme celui des Arthropodes, où la musculature est d'habitude striée, il peut y avoir exceptionnellement des fibres lisses ; ainsi dans les pattes des Insectes qui se meuvent lentement, dans les organes à contraction peu énergique (muscles des ailes atrophiées de la femelle d'Orgye), les fibrilles musculaires sont lisses (Vosseler). Bien plus, un même organe musculaire pourrait offrir tour à tour la structure lisse et striée ; par exemple, les muscles de l'abdomen de l'Epeire, qui sont striés, deviennent lisses à la suite de l'énorme distension de l'abdomen par les œufs qui y sont accumulés et redeviennent striés après la ponte (Vosseler) ; les Mouches de printemps, qui n'ont pas encore volé, ont des muscles thoraciques lisses, que le vol transforme ensuite en muscles striés (Wagener, Eimer). L'état histologique de la substance musculaire paraît ainsi dépendre étroitement de son activité. Il faut d'ailleurs se prononcer très prudemment sur la distinction des deux sortes de substance musculaire ; on a souvent quelque peine en effet à décider, en raison des difficultés de l'observation, si une fibre est lisse ou striée. De plus, la contraction peut déterminer dans une fibrille musculaire des changements qui en imposent pour une réelle striation. Beaucoup de prétendues striations ont été ainsi reconnues pour purement fonctionnelles et transitoires. C'est ainsi que Schwalbe et d'autres auteurs ont décrit, dans les fibres musculaires des Hirudinées, des Lamellibranches, etc., une double striation oblique (fig. 392), formée par deux systèmes spiraux de fibrilles. On a beaucoup discuté sur cette double striation oblique, que plusieurs observateurs (Engelmann, Knoll) ont attribuée à la manifestation d'un état de contraction particulier, mais qui paraît être cependant une disposition naturelle et réelle de la substance musculaire.



IG. 392. — *Portion d'une fibre musculaire d'un Mollusque Céphalopode* (Eledone moschata Lam.) *avec la double striation oblique.*

, substance musculaire.— *s*, sarcoplasme. — *n*, noyau. D'après Ballowitz

On voit donc, par ces quelques exemples, que la striation ou du moins l'état hétérogène des fibrilles est en rapport avec le perfectionnement de la

fonction. Il devait d'ailleurs en être ainsi. La contraction en effet devant en dernière analyse être attribuée à des échanges chimiques de substances, le fait de la striation multiplie les surfaces d'échanges ; car, dans le cas de la substance lisse, les actions chimiques ne peuvent avoir lieu que sur les faces de contact entre le sarcoplasme et la fibrille musculaire, tandis qu'avec la substance striée ou du moins hétérogène, à l'intérieur de chaque fibrille les lignes de séparation des articles clairs et des articles obscurs sont autant de surfaces à potentiel inégal et autant de générateurs de force.

En second lieu, y a-t-il une relation entre la richesse d'un élément musculaire en sarcoplasme et le caractère de sa contraction ? Un raisonnement simpliste conduit à affirmer cette relation et même à dire ce qu'elle doit être. En effet, les fibrilles musculaires étant la substance fonctionnelle et le sarcoplasme n'étant qu'un protoplasma trophique, les fibrilles en outre s'étant développées dans le sarcoplasme et représentant un produit de la différenciation et du perfectionnement de l'élément musculaire, la contraction prendra une forme d'autant plus parfaite que les fibrilles seront plus abondamment développées dans la cellule musculaire et que le sarcoplasme y sera proportionnellement plus rare. Les cellules musculaires pauvres en sarcoplasme seront donc les plus parfaites, et la contraction prendra chez elle des qualités supérieures à celles qu'elle offre dans les éléments riches en sarcoplasme. Cette conclusion, très rationnelle, a pour elle certains faits ; mais d'autres la condamnent absolument. On ne peut dénier aux animaux sauvages des mouvements plus vifs et une plus grande force musculaire que n'en ont les animaux domestiques ; chez les premiers cependant, la musculature est rouge, c'est-à-dire riche en sarcoplasme, tandis qu'elle est blanche et pauvre en sarcoplasme chez les seconds (Poule, Lapin), dont la vie et les mouvements sont cependant ralentis par la domestication. Aucun muscle ne travaille davantage que le muscle cardiaque, riche cependant en sarcoplasma. Les muscles thoraciques des Insectes meuvent les ailes avec une extraordinaire rapidité, et nulle part le sarcoplasme n'est plus abondant, ni plus encombré de matières de réserve.

Ces exemples nous font toucher du doigt le défaut du raisonnement précédent, vicieux, parce qu'il est unilatéral, et qu'avec lui le sarcoplasme est une matière inutile au point de vue fonctionnel. Or il est bien loin d'en être ainsi, puisque c'est au sarcoplasme et à ses réserves que la cellule musculaire puise les énergies chimiques nécessaires pour la production de travail musculaire. On ne peut concevoir une fibre musculaire puissante, sans une proportionnalité harmonique entre les deux éléments constituants, le sarcoplasme et les fibrilles. Il ne faut donc pas regarder simplement le muscle pauvre en sarcoplasme comme plus parfait que le muscle riche en sarcoplasme, mais on doit distinguer ces deux variétés comme deux types musculaires différents pouvant l'un et l'autre atteindre la perfection et réalisant deux espèces physiologiquement distinctes.

Les expériences instituées par Fano et Bottazzi, par Weiss et d'autres sur les muscles de l'embryon, qui ont un sarcoplasme abondant, y ont révélé des propriétés physiologiques distinctes de celles des muscles de l'adulte, à sarcoplasme raréfié, sans qu'on puisse dire qu'ils sont physiologiquement inférieurs.

En étudiant comparativement la musculature dans un grand nombre d'espèces animales, au double point de vue physiologique et morphologique, Knoll a pu conclure que les deux sortes, fortement et faiblement sarcoplasmiques, d'éléments musculaires y représentaient deux types non pas inégalement perfectionnés, mais distincts, répondant à des besoins différents.

CHAPITRE IV

Rapports des cellules musculaires. Le muscle.

Article premier. — RAPPORTS DES CELLULES MUSCULAIRES ENTRE ELLES

Les éléments musculaires sont rarement isolés. Le plus souvent, ils se réunissent en grand nombre en faisceaux, ou s'anastomosent en réseau, pour constituer des organes premiers, les *muscles*.

Les fibres musculaires striées de la musculature volontaire des Vertébrés offrent l'arrangement le plus simple ; elles sont seulement juxtaposées en faisceaux à l'intérieur du muscle, séparées les unes des autres par du tissu conjonctif (fig. 393).

Ces *faisceaux musculaires* se groupent à leur tour en faisceaux plus volumineux, dont la réunion forme le muscle.

Les fibres musculaires lisses des Vertébrés et des Invertébrés, qui sont quelquefois isolées, sont le plus souvent groupées. Elles sont alors disposées parallèlement et réunies en petits *faisceaux*, en *lames*, ou même en *organes massifs*. Dans la vessie des Batraciens, par exemple (fig. 394), ce sont de petits faisceaux qu'on observe ; si l'on juxtapose de semblables faisceaux sur un même plan et dans une direction parallèle, on obtient des lames ou membranes telles que celles qui forment la paroi musculaire de l'estomac ou de l'intestin d'une Grenouille ou d'un Lapin ; si l'on intrique de tels faisceaux les uns dans les autres et dans tous les sens, on réalise une masse compacte, très dense, un organe massif, comme, par exemple, le muscle utérin de la Femme ou comme le pied d'un Escargot.

La façon dont les fibres lisses s'unissent entre elles, élément à élément, pour constituer des faisceaux musculaires, a donné lieu à de nombreuses études qui ont porté surtout sur les muscles lisses des Vertébrés. Ranvier avait admis entre ces fibres l'existence d'un ciment intercellulaire, colorable par le nitrate d'argent, qui dessine ainsi en noir les limites des fibres (fig. 395). Barfurth et beaucoup d'auteurs à sa suite décrivirent entre les fibres contiguës de délicates anastomoses, figurant des ponts intercellulaires (fig. 396). Mais plusieurs observateurs (de Bruyne d'abord et surtout ensuite Schaffer) montrèrent que ce sont des éléments conjonctifs qui, en s'insinuant entre deux fibres lisses voisines sur lesquelles ils fixent leurs prolongements, donnent ainsi l'illusion d'une anastomose directe des

deux fibres et l'aspect de véritables ponts intercellulaires jetés entre elles (fig. 397).

Pour terminer cette question des connexions des éléments musculaires entre eux, nous savons encore que dans plusieurs cas (encore insuffisamment étudiés d'ailleurs, ceux par exemple des muscles viscéraux d'Insectes, de ceux de la paroi digestive des Sangsues, de la gelée du corps de Beroë et dans beaucoup d'autres), les éléments musculaires s'anastomosent en réseau. Dans les réseaux musculaires striés des Insectes, l'union des fibres se fait soit par de petits tendons conjonctifs ou chitineux, soit par des fibrilles musculaires striées non accompagnées de sarcoplasme (VAN GEHUCHTEN, IDE). Nous savons que le muscle cardiaque des Vertébrés est considéré classiquement comme formé par des cellules courtes unies en un réseau. Le mode d'union des cellules entre elles a été diversement décrit. Ici, comme pour les muscles lisses, on avait d'abord observé entre les extrémités des cellules qui composent une même travée, un ciment intercellulaire (EBERTH, WEISMANN, RANVIER) (fig. 391, A), dont la destruction par des réactifs dissociants permettait d'isoler les cellules musculaires cardiaques (fig. 390). Plusieurs auteurs ensuite, et tout d'abord PRZEWSKI, ont figuré, au niveau même du ciment et de la limite cellulaire, des ponts intercellulaires d'union réunissant les extrémités contiguës des cellules. Si, avec HEIDENHAIN et d'autres, on se refuse à admettre la réalité de cellules dans le réseau musculaire cardiaque, il ne peut plus dès lors y être question de ponts intercellulaires, et ces formations prennent dès lors une signification tout autre, par exemple celles de « pièces intercalaires » (fig. 398) servant à l'accroissement du muscle (HEIDENHAIN).

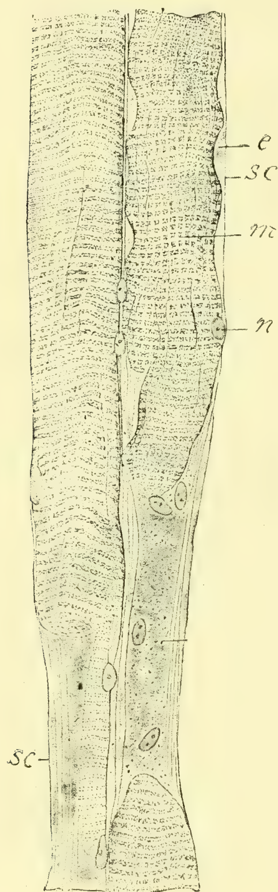


FIG. 393. — *Deux fibres musculaires voisines du muscle grand adducteur du Chien.*

m, fibre musculaire. — *n*, noyaux. — *sc*, sarcolemme. — *e,e*, espaces vides produits par la rétraction de la substance musculaire à l'intérieur de la gaine de sarcolemme. D'après RANVIER.

ARTICLE 2. — RAPPORTS DES CELLULES MUSCULAIRES AVEC LES ÉLÉMENTS ÉTRANGERS

Dans l'étude des rapports que les éléments musculaires contractent avec ceux des autres tissus, il y a à considérer séparément leurs relations

avec le tissu conjonctif, avec les vaisseaux et les trachées, leur mode d'insertion, leur innervation.

A. **Rapports avec le tissu conjonctif. Sarcolemme.** — On peut admettre, comme donnée très générale et applicable aux muscles lisses aussi bien qu'aux muscles striés, que tous les intervalles laissés par les fibres sont occupés par des éléments de soutien ou conjonctifs, formant ici le *périmy-*

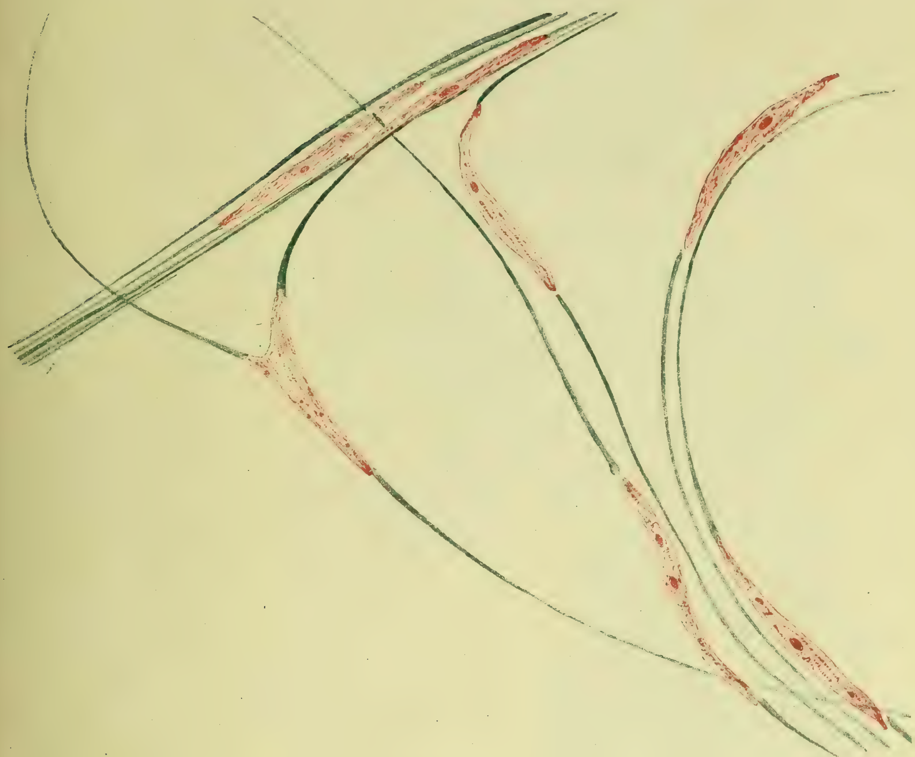


Fig. 394. — *Fibres musculaires lisses de la vessie de Salamandre formant de petits faisceaux par leur juxtaposition.* × 330.

sium. Entre les faisceaux de fibres musculaires, le tissu conjonctif s'épaissit pour former des cloisons interfasciculaires, intramusculaires par rapport à l'ensemble du muscle ; c'est le *périmysium interne.* Autour du muscle, du muscle strié surtout, il se condense en une gaine qui enveloppe chaque muscle et qu'on appelle *périmysium externe* et *aponévrose.* Le tissu conjonctif pénètre entre les fibres musculaires mêmes. Il simule entre les fibres musculaires lisses les ponts intercellulaires qu'on avait crus exister d'une fibre à l'autre. Il constitue dans l'intervalle des fibres musculaires striées un tissu de soutien délicat, et c'est lui qui sans doute donne lieu à la formation connue sous le nom de *myolemme* ou *sarcolemme.*

Le sarcolemme se présente sous la forme d'une gaine mince, transpa-

rente, élastique, qui entoure étroitement chaque fibre musculaire striée

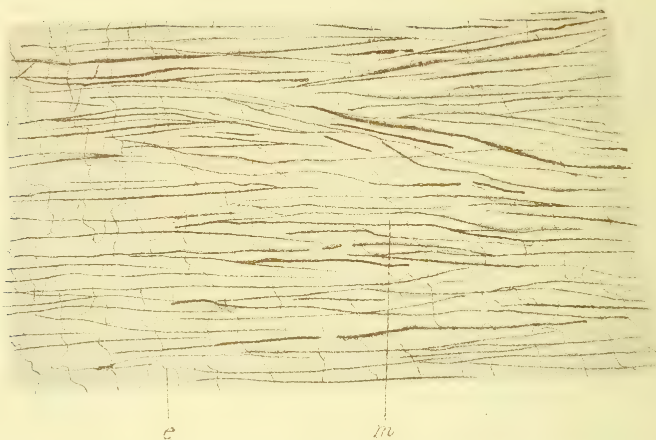


Fig. 395. — *Paroi de la veine jugulaire externe du Chien avec les lignes intercellulaires.*

La paroi veineuse étalée à plat a été imprégnée par le nitrate d'argent. Les lignes intercellulaires ont été dessinées par le réactif comme des traits noirs (ciment intercellulaire). En *e*, cellules endothéliales du vaisseau. — *m*, cellules musculaires lisses. × 250.

(fig. 399, et voir fig. 393). Plusieurs interprétations de cette gaine ont été proposées successivement. La plus naturelle et la première en date est que, la fibre musculaire striée représentant une véritable cellule, la gaine sarcolemmatique qui l'entoure ne peut être que la membrane cellulaire. On a dit aussi qu'il avait la valeur d'une membrane basale ; les fibres musculaires striées, celles tout au moins de la paroi du corps et des membres des Vertébrés, dérivant de l'épithélium du myotome, et ce myotome étant, comme tout épithélium, séparé du tissu ambiant par une membrane basale, le sarcolemme représenterait cette même membrane autour des fibres musculaires issues du myotome. Enfin, on a considéré le sarcolemme comme le produit de la condensation du tissu conjonctif interstitiel autour des fibres musculaires.

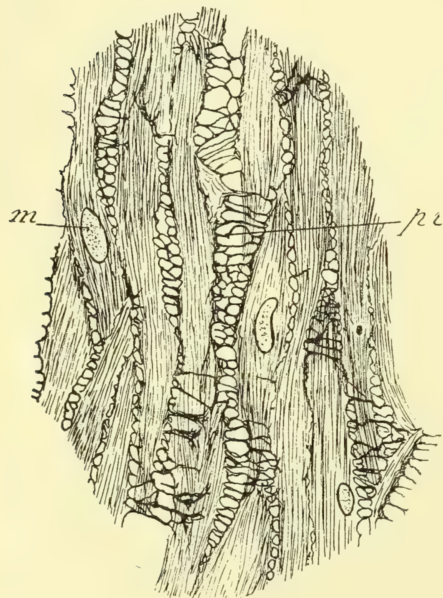


Fig. 396. — *Cellules musculaires lisses de l'intestin du Chat unies par des ponts intercellulaires.*

m, fibres musculaires. — *pi*, ponts intercellulaires. × 750. D'après Bohemann.

Cette manière de voir, qui est la plus acceptable, s'appuie sur plusieurs faits, entre autres sur les intermédiaires qu'on observe entre la gaine myolemmatique continue des

fibres musculaires striées et le revêtement conjonctif discontinu que forment les éléments conjonctifs aux fibres musculaires lisses et qui simulent entre elles des ponts intercellulaires.

B. **Insertion des fibres musculaires. Tendons.**— Les fibres musculaires se mettent en rapport par leurs extrémités avec les organes sur lesquels elles doivent agir et sur lesquels elles s'insèrent à cet effet suivant un mode varié. D'habitude, à la fibre musculaire fait suite un petit *tendon*; celui-ci s'attache dans le tissu de soutien du voisinage, qui est : soit une cuticule résistante, d'origine épidermique, une carapace ou une coquille, une partie quelconque enfin de l'exosquelette (Invertébrés); soit du tissu fibreux, du cartilage ou de l'os, bref une partie constituante de l'endosquelette (Vertébrés).

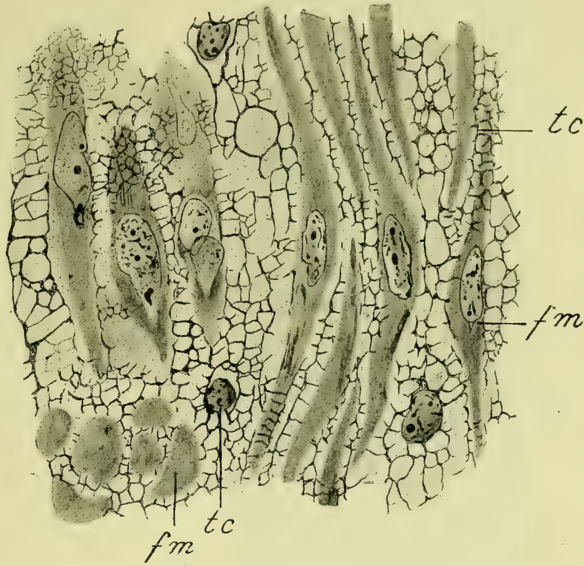


Fig. 397. — *Cellules musculaires lisses de l'œsophage de la Tortue* (Testudo græca) *entourées et réunies par un réseau conjonctif.* *fm*, fibres musculaires.— *tc*, tissu conjonctif intermusculaire disposé en réseau autour des fibres musculaires et entre elles. × 500.

Ni l'un ni l'autre de ces modes d'insertion ne sont suffisamment connus.

Dans le second cas, le tendon est formé d'un tissu fibreux résistant, à fibres parallèles (fig. 399, 400), dont le mode de connexion avec la fibre musculaire est encore mal déterminé. Pour Weismann et Ranvier, il y a indépendance complète à ce niveau entre la substance musculaire et celle du tendon ; la fibre musculaire est reçue et cimentée dans une cupule d'insertion formée par le tendon (fig. 399). Selon Wagener, Fick, Golgi, Waldeyer, il y a passage direct de la substance musculaire à la substance tendineuse. Schiefferdecker admet que le tissu conjonctif du périmysium qui entoure la fibre musculaire se continue avec le tissu conjonctif qui forme le tendon (fig. 400).

Le mode d'attache des muscles à l'exosquelette est encore moins connu ; il est, d'ailleurs, plus varié. Les fibres musculaires, en approchant du tégument, se ramifient dans un grand nombre de cas [muscles cutanés de la Clepsine, de l'Hydrophile, de l'Ascaris (Leydig), du pharynx du Péripate (Nicolas), des téguments des Cirrhipèdes (Koehler, Gruvel), de la langue des Mollusques (Semper), du jabot des Aranéides (Bertkau), de l'intestin de l'Écrevisse (Frenzel), des muscles de la Fourmi (Janet), etc.]. Les ramifications musculaires montant entre les cellules épithéliales vont ensuite

s'attacher à la cuticule, ou même pénètrent dans l'intérieur de ces cellules en se continuant avec leur protoplasma (fig. 401). L'attache se fait par de petits tendons chitineux élémentaires qui continuent chaque fibrille musculaire et qu'on peut se représenter comme dus à la transformation insensible de la substance musculaire en substance cuticulaire exosquelettique. Ces remarquables connexions des fibres musculaires avec les cellules ectodermiques ont fait naître chez plusieurs auteurs l'idée très plausible que les

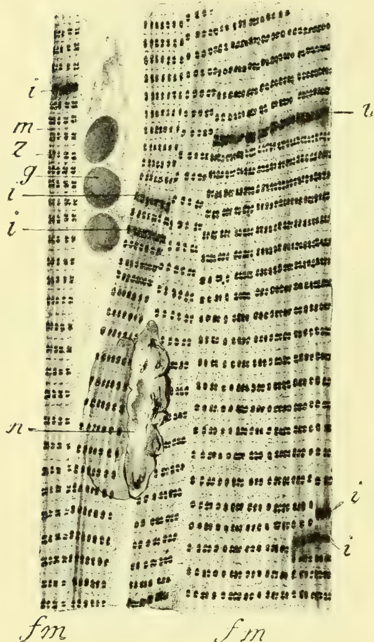


Fig. 398. — *Fragment du muscle cardiaque de l'Homme avec les prétendus ponts intercellulaires, « pièces intercalaires » de* Heidenhain.

fm, *fm*, fibres ou travées du réseau musculaire. — Z, membrane Z. — *m*, membrane moyenne des fibrilles. — *i*, *i*, pièces intercalaires. — *n*, noyau. — *g*, globules sanguins appartenant à un vaisseau situé dans l'intervalle de deux travées. D'après une préparation de Heidenhain. × 1000.

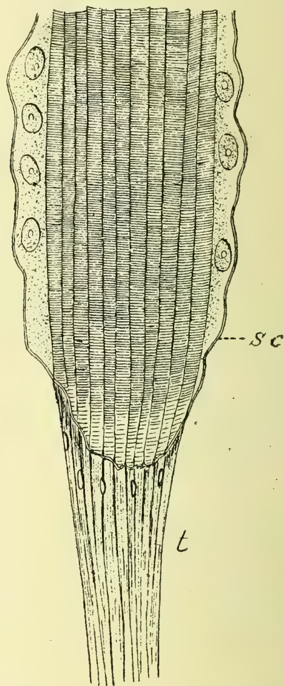


Fig. 399. — *Fibre musculaire et son tendon dans un muscle de la nageoire de l'Hippocampe.*

sc, sarcolemme. — *t*, tendon. × 450. D'après Ranvier.

tendons des muscles exosquelettiques avaient la même origine que la cuticule et que les cellules auxquelles ils s'attachent et qu'ils traversent, c'est-à-dire qu'ils sont d'origine ectodermique, que des fibres musculaires qui présentent de telles insertions ne peuvent être, à leur tour, que des dérivés de l'ectoderme.

C. **Rapports avec les vaisseaux sanguins et les trachées.** — Les cellules musculaires ne contractent pas de rapports immédiats avec les vaisseaux sanguins qui courent dans le tissu conjonctif où elles sont plongées. Il n'en est pas de même pour les trachées. Ramon y Cajal a montré que les trachées pénètrent dans les fibres musculaires, s'y ramifient un très grand nombre de fois, en cheminant dans les interstices sarcoplasmiques qui séparent les fibrilles musculaires (v. p. 184) (fig. 402).

D. Innervation des fibres musculaires. — Deux sortes de nerfs sont en rapport avec les éléments musculaires : des *nerfs sensibles*, d'une part, qui recueillent et emportent les impressions nées dans les masses musculaires ; des *nerfs moteurs*, qui apportent aux muscles l'excitation nerveuse.

a) *Nerfs sensibles.* — Les nerfs sensibles se terminent ou plutôt commencent dans les muscles, soit par des extrémités libres, soit par des organes corpusculaires.

Les terminaisons libres, étudiées par C. Sachs et Kölliker, consistent en fibres très ramifiées qu'on peut assez aisément distinguer des terminaisons motrices, et dont la figure 403 donnera une idée suffisante.

Les organes corpusculaires sont de diverses sortes et se trouvent soit dans le muscle même, soit dans son voisinage. Tels sont les corpuscules musculo-tendineux ou de Golgi, les corpuscules de Pacini, et les *fuseaux neuro-musculaires*. Les deux premières espèces de corpuscule siègent dans les tendons et dans les aponévroses et n'appartiennent pas en propre au muscle.

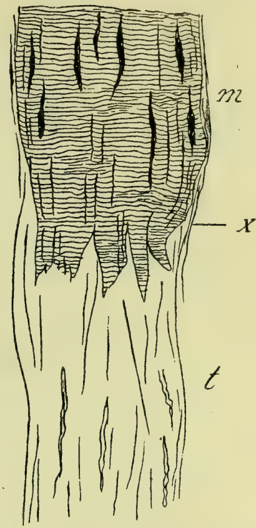


Fig. 400. — *Fibre musculaire et son tendon dans le gastrocnémien de la Grenouille.*

m, fibre musculaire. — *x*, point où le tendon et le périmysium se continuent. — *t*, tendon. D'après Schifferdecker et Kossel.

Il n'en est pas de même du troisième organe corpusculaire, qui est situé en plein muscle et doit être brièvement décrit. Voici en quoi le fuseau neuro-musculaire consiste essentiellement (fig. 404). Une ou plusieurs fibres musculaires, dites « fibres de Weismann », s'entourent d'une capsule limitant l'organe corpusculaire. Ces fibres ont mérité un nom spécial à cause de plusieurs particularités, dont les plus remarquables sont la disparition de la striation dans une notable étendue

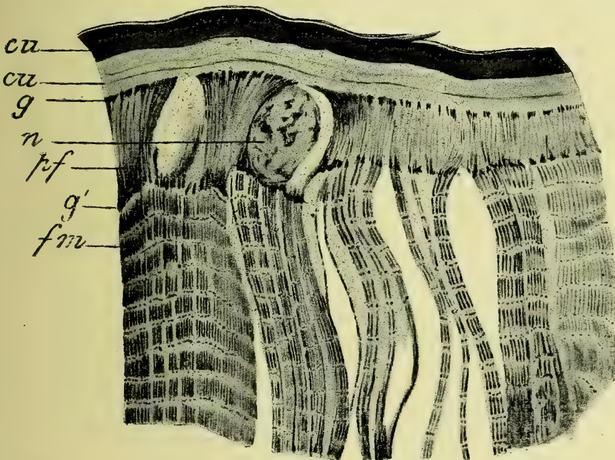


Fig. 401. — *Insertion des muscles à la cuticule (exosquelette) dans le telson d'un Crustacé* (Mysis).

cu, *cu*, cuticules. — *fm*, fibres musculaires striées. — *n*. noyau d'une cellule épithéliale. — *pf*, protoplasma fibrillaire de l'épithélium représentant autant de filaments tendineux qui terminent les fibrilles musculaires. — *g*, ligne granuleuse sombre formée par l'insertion des filaments tendineux à la cuticule. — *g'*, ligne granuleuse marquant le passage des fibrilles musculaires aux filaments tendineux. × 500.

de leur trajet intracorpusculaire et surtout la présence de nombreux noyaux, divisés en fibres serrées. Un nerf se termine dans ce corpuscule par de nombreuses ramifications qui enlacent les fibres musculaires.

Tout porte à croire que ce fuseau neuro-musculaire est bien un corpuscule sensible du muscle. Quelques auteurs cependant l'ont considéré comme une formation pathologique, et d'autres (Felix, Kölliker), se fondant sur la présence des noyaux si nombreux que contiennent les fibres de Weismann, y ont vu un foyer de régénération, une sorte de « bourgeon musculaire ». Les observations et des expériences ont établi le rôle sensible de ce corpuscule, qui concourt avec les autres organes corpusculaires du muscle et de son voisinage à donner le *sens musculaire* (Kerschner, Ruffini).

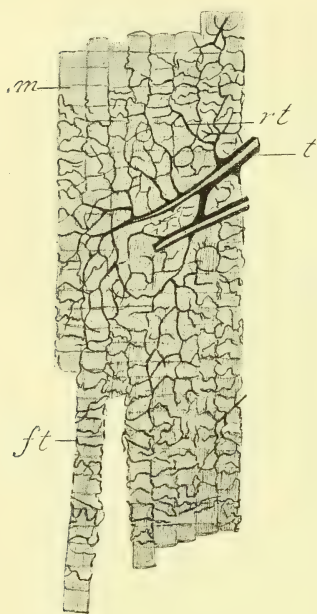


Fig. 402. — *Fragment d'une fibre musculaire d'une Mouche* (Calliphora vomitoria) *avec les trachées.*

m, colonnette musculaire. — *t*, tronc trachéen. — *rt*, réseau trachéen. — *ft*, fibrilles terminales s'enlaçant autour des colonnettes. D'après Ramon y Cajal.

b) *Nerfs moteurs.* — Les nerfs moteurs ss terminent dans les muscles par des plexus ou réseaux, visibles à de faibles grossissements, et qu'on avait pris autrefois pour le dernier terme de leur course. Mais ce n'est là qu'une *terminaison anatomique.* De ces plexus ou réseaux naissent des branches, qui, pénétrant plus avant dans les muscles, aboutissent, en général, chacune à une cellule musculaire. C'est là une véritable *terminaison histologique*, élémentaire, de l'élément nerveux sur l'élément musculaire. On a même cherché au delà à trouver un rapport direct entre la substance nerveuse et la substance musculaire ; on a recherché une *terminaison substantielle.*

Laissant de côté la terminaison anatomique, qui ne peut nous intéresser, voyons comment la fibre nerveuse motrice se comporte vis-à-vis de la cellule musculaire,

Chaque fibre musculaire ne reçoit habituellement qu'une seule fibre nerveuse afférente; toutefois, il n'est pas rare de voir plusieurs terminaisons nerveuses sur une même fibre musculaire, chez les Insectes notamment. La fibre nerveuse paraît entrer en relation directe avec l'élément musculaire, et non pas seulement, comme certains auteurs l'ont cru, se juxtaposer plus ou moins étroitement à elle.

La terminaison nerveuse même se fait de façon plus ou moins compliquée. Les fibres lisses des Vertébrés et les fibres de beaucoup d'Invertébrés offrent la disposition la plus simple. On voit, par exemple sur les muscles lisses de l'Escargot (fig. 405) ou sur ceux des cæcums gastriques de la Sangsue, la fibre nerveuse se terminer par un renflement de forme variée, par exemple en forme de bouton ou de poire, qu'on a appelé *tache motrice* ; cette termi-

naison a lieu à la surface de la cellule, dans l'écorce musculaire, et non pas dans la masse sarcoplasmique axiale. Les terminaisons nerveuses dans le muscle cardiaque des Vertébrés ne paraissent pas différer beaucoup des précédentes, quoiqu'on ne soit pas encore fixé sur leur forme exacte, non plus que sur leur situation précise.

Dans les fibres striées des Insectes, on connaît depuis Doyère une forme de terminaison qui renferme un élément nouveau. La fibre afférente se termine sur la fibre musculaire dans une masse granuleuse, contenant un ou plusieurs noyaux, qui font saillie à la surface de la fibre musculaire ; elle porte pour cette raison le nom d'*éminence* ou *cône de Doyère* (fig. 406).

Les fibres striées des muscles volontaires des Vertébrés sont celles qui



Fig. 403. — *Nerfs sensibles dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille.*

s, nerfs sensibles. — *b*, branches terminales pâles de ces nerfs. — *s'*, fibres sensibles qui sont à la face inférieure du muscle. — *f*, fuseaux musculaires (bourgeons musculaires de Kölliker) avec leurs nerfs. Faible grossissement. D'après Kölliker.

présentent la disposition la plus compliquée, connue surtout par les recherches de Kühne, Krause, Ranvier. La complication est due à plusieurs facteurs. D'abord, dans la plupart des cas, la substance granuleuse et nucléée, que présentait déjà le cône de Doyère, mais qui n'y était que peu abondante, devient ici beaucoup plus importante et forme à la surface de la fibre musculaire une large plaque, la *semelle* ou *sole* de la terminaison nerveuse (fig. 408).

En second lieu, comme la fibre nerveuse afférente offre une structure assez compliquée, qu'elle est entourée d'enveloppes munies de noyaux, la question de la terminaison nerveuse ne concerne pas seulement la terminaison de la fibre nerveuse proprement dite, c'est-à-dire de l'axone et de ses rameaux, mais encore celle de ses enveloppes. Enfin et surtout, la fibre ner-

veuse afférente, en abordant la fibre musculaire, éprouve une abondante ramification, désignée sous le nom d'*arborisation terminale.* Cette arborisation revêt une forme variable, que la méthode de l'or, le procédé chromo-argentique et la coloration vitale par le bleu de méthylène traduisent fidèlement dans tous ses détails. On peut distinguer deux types principaux d'arborisation terminale. Dans l'un, qui est réalisé chez les Batraciens, l'arborisation a la forme d'une H dont les branches émettraient un grand nombre de rameaux secondaires, qui s'étalent sur une grande surface de la fibre musculaire et forment une vaste touffe nerveuse, dite *buisson de Kühne* (fig. 407). Dans l'autre, l'arborisation terminale est de forme plus ramassée; elle peut être ramenée typiquement à un C ou à un double C, duquel se détacheraient des rameaux secondaires curvilignes (Reptiles, Mammifères).

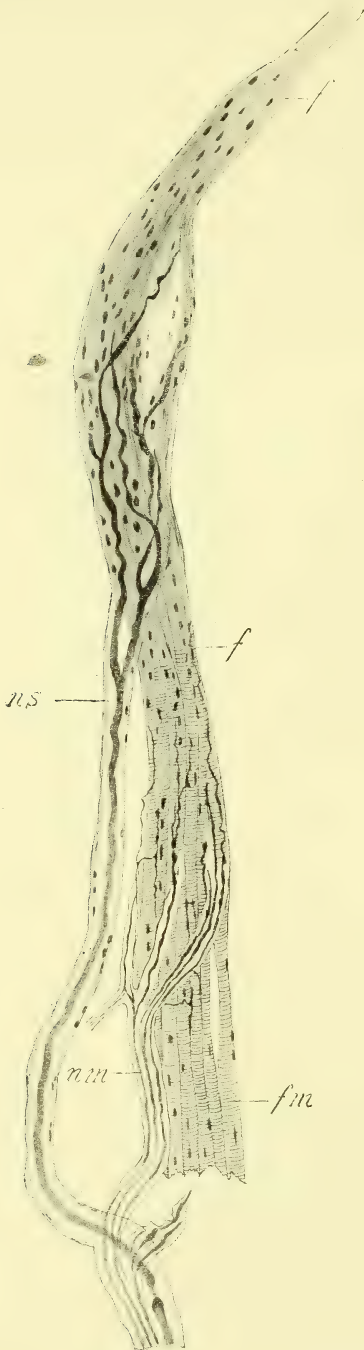


Fig. 404. — *Fuseau musculaire de la Grenouille.*

ns, nerf sensible du fuseau. — *nm*, nerf moteur des fibres musculaires qui forment le fuseau. — *fm*, fibres musculaires. — De *f* à *f*, le fuseau proprement dit. D'après Sihler.

Quant à la fibre nerveuse afférente, elle est habituellement formée par un tube nerveux, et par conséquent l'axone y est entouré par trois gaines concentriques au plus, qui sont la gaine de myéline, la gaine de Schwann et le périnèvre. On voit aisément que la myéline cesse d'exister à l'endroit où le nerf vient au contact du muscle et où commence la ramification de l'axone (fig. 408). Mais on n'est pas encore fixé sur le sort des deux autres enveloppes et de leurs noyaux. La plupart des observateurs ont admis que la gaine de Schwann ou le périnèvre, ou les deux à la fois, se continuent avec le sarcolemme qui revêt la fibre musculaire.

S'il en est ainsi, l'arborisation terminale et la sole, en somme toute la terminaison nerveuse, est située

au-dessous du sarcolemme, en contact immédiat avec la substance musculaire et le sarcoplasme (situation hypolemmale).

Pour quelques auteurs, au contraire, la fibre musculaire serait recouverte sans interruption par le sarcolemme, en dehors duquel serait placée la terminaison nerveuse (situation épilemmale).

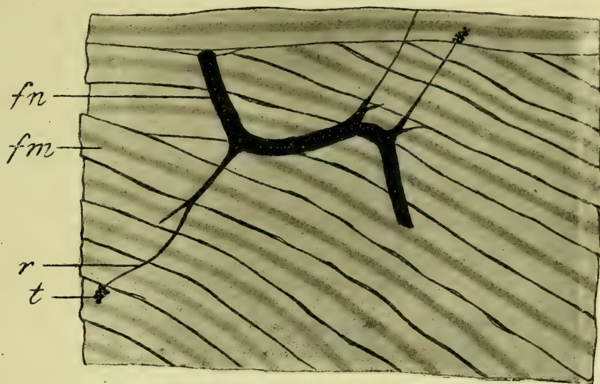


FIG. 405. — *Terminaisons nerveuses sur les muscles lisses d'un Escargot (taches motrices).*

fm, fibres musculaires. — *fn*, fibre nerveuse. — *r*, rameaux de cette fibre nerveuse. — *t*, taches motrices. D'après RANVIER.

La sole ou semelle enfin manque chez les Batraciens, dans le cas des buissons de Kühne. Les rameaux nerveux s'y étalent à nu à la surface de la fibre musculaire ; ils portent seulement de distance en distance des noyaux qu'on peut considérer comme appartenant à des prolongements de la gaine de Schwann qui accompagneraient les branches de l'axone. Chez les Reptiles et les Mammifères, au contraire, la sole est très développée et forme une véritable plaque à la surface de la fibre musculaire, la *plaque motrice* de ROUGET, qui caractérise bien la terminaison nerveuse chez ces animaux.

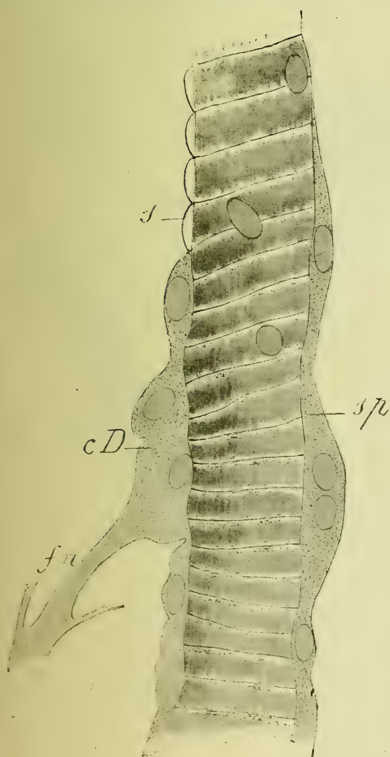


FIG. 406 — *Terminaison nerveuse dans une fibre musculaire striée d'un Insecte* (Timarcha tenebricosa) (*cône de Doyère*).

fn, fibre nerveuse. — *cD*, cône de Doyère. — *sp*, sarcoplasma. — *s*, sarcoplasme. × 300.

C'est dans cette plaque que s'enfoncent et que paraissent se terminer les branches de l'axone ; elle est donc en quelque sorte le substratum et le terrain de l'arborisation terminale. La sole est formée d'une substance grenue semée de noyaux. Ces noyaux sont de diverses sortes : les uns sont placés à la surface même de la sole (« noyaux vaginaux » de RANVIER) ; d'autres sont situés dans l'épaisseur même de la substance granuleuse

(« noyaux fondamentaux ») ; les autres enfin sont supportés comme les noyaux du buisson de Kühne par les branches mêmes de l'arborisation terminale (« noyaux de l'arborisation ») (fig. 408). Il est actuellement difficile de dire quelle est la valeur morphologique de la sole granuleuse et de ses noyaux. Est-elle une émanation et un épanouissement de la substance de la fibre nerveuse ? Ou représente-t-elle une accumulation de sarcoplasme au niveau même de la terminaison nerveuse? Plusieurs raisons militeraient en faveur de cette seconde interprétation.

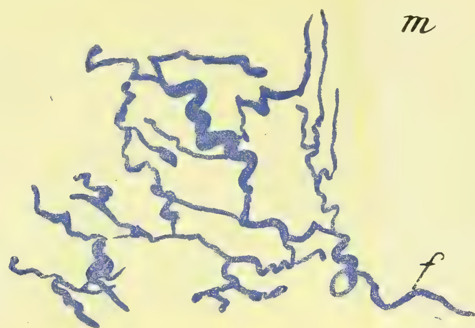


Fig. 407. — *Forme de l'arborisation terminale dans le muscle abdominal de la Grenouille.*

f, fibre nerveuse afférente. — *m*, fibre musculaire. × 125.

Telle est, passablement compliquée sous sa forme la plus parfaite, la terminaison histologique ou élémentaire des nerfs moteurs. On a voulu aller plus loin et trouver une terminaison substantielle, c'est-à-dire un rapport direct de continuité entre la substance nerveuse de l'axone et la substance musculaire.

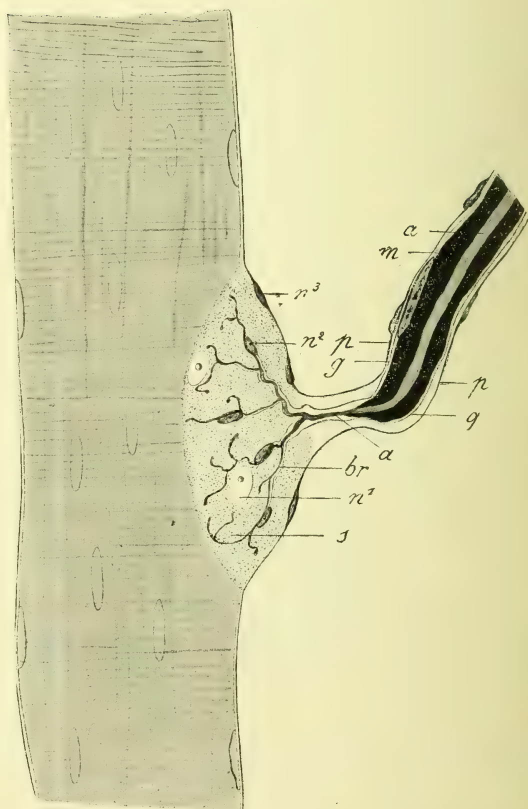


Fig. 408. — *Schéma d'une terminaison nerveuse motrice (plaque motrice) dans les muscles d'un Mammifère.*

a, axone. — *m*, myéline. — *g*, gaine de Schwann. — *p*, tissu conjonctif périnerveux de la fibre nerveuse afférente. — *br*, branches de l'arborisation terminale de l'axone. — *s*, sole. — n^1, n^2, n^3, les trois sortes de noyaux (fondamentaux, de l'arborisation, vaginaux).

C'est ainsi que J. Gerlach avait cru voir que les branches nerveuses se continuaient dans l'épaisseur même de la fibre musculaire par un réseau, dont les trabécules suivaient le chemin des interstices sarcoplasmiques; mais on a révoqué en doute l'existence de ce « réseau de Gerlach ». Tout au moins, en attendant de nouvelles observations, peut-on reconnaître que cette terminaison substantielle est un postulat légitime et qu'on doit désirer voir reculer toujours plus loin le lieu de la terminaison nerveuse.

CHAPITRE V

Les éléments électriques.

I. Origine et signification des éléments électriques

Depuis qu'on sait, par les recherches de Babuchin et d'autres, que les éléments des organes électriques dérivent de cellules musculaires transformées, l'étude de ces éléments est devenu le complément naturel du chapitre des cellules musculaires. On a en effet assisté à la transformation graduelle de la cellule musculaire en cellule électrique ; la cellule musculaire est un électroblaste, qui est à l'élément électrique ce que le myoblaste était à l'élément musculaire. On a vu la disparition progressive de la substance musculaire remplacée par la substance électrique. Chez certains Poissons, la transformation est complète, le muscle ne laisse pas de vestiges ; on comprend donc que la force électro motrice développée par l'organe électrique soit très considérable et que ces Poissons (Torpille, Gymnote, Maloptérure) soient *fortement électriques*. Chez d'autres, au contraire, tels que les Raies et les Mormyres, la différenciation est incomplète, et il reste des vestiges plus ou moins importants et plus ou moins reconnaissables de la structure musculaire primitive, variables d'une espèce de Raie à une autre espèce (Ewart) ; on conçoit donc qu'ici la force électromotrice émise soit beaucoup plus faible, puisque tout n'est pas transformé en substance électrique, et que ces Poissons soient *faiblement électriques*.

II. La substance et les éléments électriques

Partant de cette origine, la substance électrique se montrera plus ou moins semblable à la substance musculaire dont elle dérive. Chez les Raies, l'élément électrique renferme une substance lamelleuse (fig. 409) qui a conservé des analogies avec la substance musculaire et dans laquelle Retzius a retrouvé même quelques détails de la striation transversale. Chez les Poissons fortement électriques, tels que la Torpille, la substance électrique ne ressemble plus en rien à la substance musculaire.

L'élément électrique a la forme d'une plaque ou lamelle, limitée par

une membrane dite « électrolemme » et contenue dans un tissu conjonctif gélatineux qui la sépare des plaques électriques voisines (fig. 409). Ces

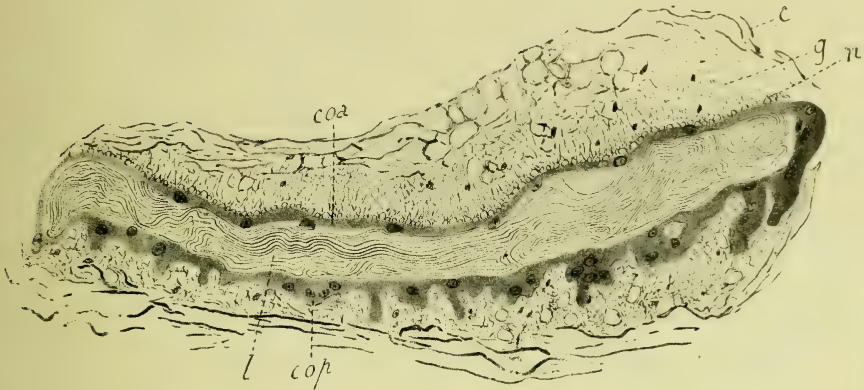


FIG. 409. — *Élément électrique d'une Raie.*

l, substance lamelleuse. — *coa*, *cop*, couches corticale, antérieure et postérieure. — *n*, couche du réseau nerveux. — *g*, couche gélatineuse. — *c*, tissu conjonctif séparant deux éléments électriques voisins. × 250.

plaques ou éléments électriques sont empilées les unes sur les autres pour former l'organe électrique énorme de la Torpille, ou celui, de dimensions

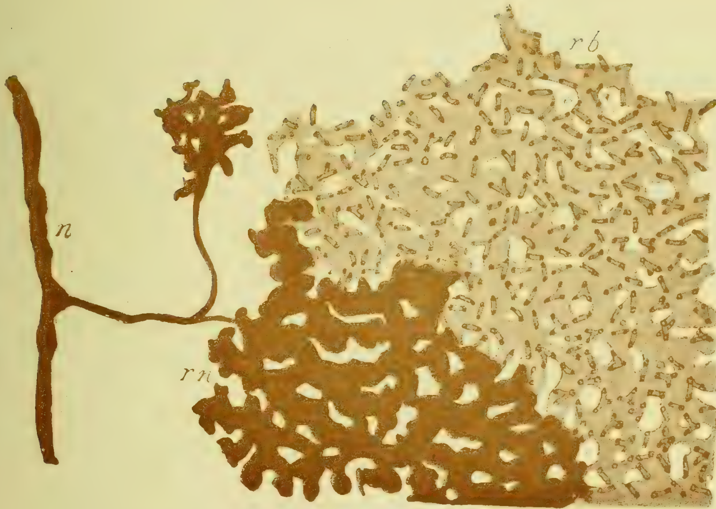


FIG. 410. — *Réseau nerveux et bâtonnets électriques dans l'organe électrique d'une Torpille.*

Vue de face. *rn*, réseau nerveux. — *rb*, réseau de bâtonnets électriques. D'après BALLOWITZ. Très fort grossissement.

bien plus réduites, que contient la queue des Raies. Chaque élément électrique se compose en général d'une couche moyenne, lamelleuse et méandrique chez la Raie, et d'une zone corticale nucléée qu'on peut, dans la

situation naturelle de la plaque, distinguer en couche antérieure et couche postérieure (fig. 409).

III. Innervation des éléments électriques

Les éléments électriques reçoivent les terminaisons nerveuses les plus abondantes que l'on connaisse. Les nerfs électro-moteurs se rendent en foule dans le tissu gélatineux où l'élément électrique est enfoui, et abordent l'une des couches corticales, où ils se terminent. Là ils forment un réseau ou un plexus abondant, qui s'étale à la surface de la plaque électrique, et dont Ciaccio, Ranvier, Retzius et surtout Ballowitz ont donné des images très complètes (fig. 410). La terminaison proprement dite paraît se faire par l'intermédiaire de bâtonnets, sorte de cils, fichés dans la couche corticale, où ils dessinent, soit une striation, soit une ponctuation (« ponctuation de Boll »), suivant que cette couche est vue de profil ou de face. Ces bâtonnets électriques sont tout à fait caractéristiques de la terminaison nerveuse dans les organes électriques.

LIVRE VII

CELLULES NUTRITIVES

La réponse à l'excitation partie du milieu extérieur et transmise à l'organisme par les cellules sensibles n'est pas toujours un mouvement ou un dégagement d'électricité. La réaction peut consister en une production de lumière, en une élaboration de matériaux variés. La cellule musculaire et l'élément électrique ne sont donc pas les seules cellules réactionnelles ; mais on doit ajouter à la liste des éléments réagissants toutes les autres cellules de l'organisme.

En considérant objectivement le produit de leur activité et la nature objective de la réaction, on pourrait diviser ces cellules en catégories telles que celles-ci : cellules lumineuses, productrices de lumière ; cellules formatrices, subdivisibles à leur tour suivant la nature du produit formé en cellules amylogènes, calcigènes, hémoglobigènes, etc. Il sera préférable de s'en référer, comme principe de classification, au rôle joué par ces cellules dans l'organisme, et à cet égard on divisera les cellules qui ne sont ni sensibles et spécialement irritables, ni motrices ou électriques, en deux grands groupes. Les unes servent à assurer la nutrition des autres cellules, sont nourricières de l'ensemble de l'organisme ; ce sont les *cellules nutritives*. Les autres constituent, en s'unissant entre elles, une charpente, qui sert de point d'insertion aux cellules motrices ou qui offre aux autres éléments, aux cellules nerveuses et nutritives par exemple, des abris protecteurs ; ce sont des *cellules de soutien*. C'est là une distinction physiologique facile à vérifier et très tranchée dans certains cas. Mais il est tout aussi facile de constater que dans d'autres cas elle s'efface, que les deux fonctions de nutrition et de soutien sont alors cumulées en même temps par un seul élément ou sont exercées tour à tour au prix d'une mutation de fonctions dans deux phases successives de la vie de l'élément cellulaire.

En nous plaçant au point de vue physiologique, nous avons donc, à côté des cellules préposées aux fonctions d'irritabilité et de motilité, deux grands groupes mal limités en plus d'un endroit à examiner successivement. On pourrait, en analysant les propriétés physiologiques des cellules de l'une et de l'autre catégorie, introduire dans celles-ci des subdivisions, qui sont rendues nécessaires de par le grand nombre d'espèces cellulaires qu'elles contiennent. Mais, si l'on se place non plus au point de vue physiologique, mais sur le terrain morphologique, on possède un élément de classification bien autrement important et précis. Parmi les cellules qui nous occupent, les unes sont en effet épithéliales, les autres mésenchymateuses, pour parler histologiquement ; ou bien, pour s'exprimer embryologiquement, les premières font partie de membranes épithéliales dérivant directement des feuillets embryonnaires ; les autres appartiennent au germe mésenchymateux, produit indirect et irrégulier de ces feuillets. Nous aurons ainsi, combinant les deux points de vue physiologique et morphologique, à examiner successivement les cellules nutritives, épithéliales et mésenchymateuses, les cellules de soutien, épithéliales et mésenchymateuses. Dans chacun des sous-groupes ainsi établis, il existe des espèces cellulaires très nombreuses et bien distinctes, que nous ne pouvons songer à passer en revue, et dont plus que jamais il nous faut choisir les plus importantes et les plus caractéristiques.

CHAPITRE PREMIER

Caractères généraux des cellules nutritives.

Article premier. — PROPRIÉTÉ SÉCRÉTRICE ET FONCTION GLANDULAIRE

Une foule de cellules, toutes les cellules même sécrètent, puisque sécréter (étymologiquement) c'est, pour une cellule, séparer et presque choisir certains matériaux qui existent dans le milieu ambiant ou dans les liquides de l'organisme. Les cellules nutritives de l'organisme sont des *cellules sécrétrices* ; elles prennent au milieu extérieur ou au milieu organique des matériaux variés, les élaborent de différentes façons et les rendent transformés et sous tel ou tel état, gazeux, liquide ou solide, salin, hydrocarboné ou albuminoïde. Il est bien évident que suivant le point de départ et la matière originelle, et selon le résultat et le produit définitif, le travail de la cellule nutritive aura été différent. Pour résorber puis éliminer un gaz, pour absorber puis exsuder un liquide, pour incorporer puis expulser un corps solide, le travail cellulaire ne sera pas le même ; il différera aussi suivant que de telle substance chimique il s'agira de faire un sel, un grain d'amidon ou un corps albuminoïde.

Le phénomène sécréteur s'accomplit en trois temps. C'est d'abord la *prise de la substance* au milieu ambiant ; cette substance étant différente

de celle de la cellule dans un grand nombre de cas, on pourra voir fréquemment cette cellule choisir dans le milieu la matière première qui lui convient et qui est nécessaire à l'exercice de sa fonction ; la prise est ainsi rendue évidente, c'est une sécrétion. Puis vient la *transformation de la substance* : cette substance, différant de celle de la cellule, doit être élaborée par elle, assimilée, rendue semblable à la substance de la cellule ; la matière empruntée au milieu et sécrétée devient alors identique à la substance cellulaire et cesse d'être visible. Dans une troisième phase, la matière sécrétée, puis assimilée, devient de plus en plus différente de la substance cellulaire, qui la sépare finalement d'elle-même, la sécrète en elle-même ; elle redevient alors visible sous forme d'un dépôt cellulaire, d'un sécret ou produit, de nature chimique différente. La troisième période est la seule dans laquelle l'activité cellulaire soit manifestée sous le microscope par un fait palpable, observable, le dépôt intracellulaire de substance, tandis que dans la seconde il y a pour ainsi dire éclipse de la sécrétion, et que dans la première la prise n'est rendue évidente le plus souvent que par l'analyse chimique du milieu. C'est pour cela que la troisième phase seule a pu être considérée par des histologistes comme le phénomène de sécrétion, dont elle n'est cependant que la dernière étape, la plus visible pour les observateurs. Si l'on voulait réserver à l'ensemble du phénomène le terme de sécrétion, on pourrait, pour en désigner le troisième temps, l'appeler *sécrétion ou excrétion intracellulaire.*

La *sécrétion* ainsi comprise est un *phénomène d'ordre purement physico-chimique*, et en invoquant l'initiative de la cellule personnifiée, on renoncerait à toute explication positive. La résorption gazeuse, l'absorption liquide, l'incorporation solide qui forment le premier acte de la sécrétion se font suivant les lois de la physique. Dans le second acte du phénomène, qu'est-ce encore que l'assimilation, si ce n'est la satisfaction des affinités chimiques et l'équilibration physique des deux substances en présence, de la substance tirée du milieu et de la substance cellulaire ? Quant au dernier acte de la sécrétion, à la sécrétion objectivée, il consiste dans la séparation de corps devenus chimiquement différents de la substance cellulaire et dans la rupture de l'équilibre intracellulaire. La sécrétion n'étant justiciable que des lois de la physique, nous pouvons prévoir sous quelle forme les matériaux sécrétés seront déposés à l'intérieur de la cellule. Ce sera sous la *forme sphérique*, celle qui sous le volume minimum contient le maximum de substance : une bulle de gaz, une vacuole liquide sphérique, un grain sphérique, et ceci en vertu même des lois de la cohésion, de l'attraction moléculaire.

En tant que phénomène chimique, la transformation de la substance prise au milieu en substance intérieure sécrétée, sera *graduelle*, et nous devrons trouver entre les deux extrêmes, qui diffèrent tous deux considérablement par leur nature chimique de la substance cellulaire, des formes de transition, qui les relient l'une à l'autre et qui se rattachent aussi insensiblement les unes aux autres. Il faut bien se garder de considérer ces états intermédiaires du matériel sécrété comme étrangers au protoplasma, et simplement logés dans le corps cellulaire où ils se succèdent sans affecter aucunement la substance vivante. Bien au contraire, ils s'in-

corporent à cette substance vivante, à ce protoplasma, et deviennent eux-mêmes parties constitutives du protoplasme, qui vit par ses produits de sécrétion comme par ses autres composants. Ce sont donc pour ainsi dire des protoplasmas successifs que nous devons trouver s'échelonnant depuis la substance extérieure jusqu'au produit de sécrétion, selon le schéma :

$$s\,(Ps - Ps' - Ps'' - P - P\varsigma'' - P\varsigma' - P\varsigma)\,\varsigma,$$

dans lequel s est la matière prise au milieu, ς la substance sécrétée, P le protoplasma, et où les parenthèses correspondent aux limites de la cellule. Ici encore, il faut éviter de personnifier la cellule ou le protoplasma, d'invoquer une cellule ou un protoplasma créateur, fabricateur, producteur, tandis qu'il n'y a en réalité que des protoplasmes transformés. Le protoplasme ne crée, ne fabrique, ne produit rien, il se transforme. L'expression d' « ergastoplasme » (protoplasme élaborateur, de εργαζομαι, j'élabore) et les dénominations similaires employées pour désigner un protoplasma sécréteur n'ont qu'une valeur conventionnelle et appartiennent au langage imagé. Celles de protoplasma sécréteur, de protoplasma supérieur valent peut-être mieux, étant moins compromettantes et indiquant simple-

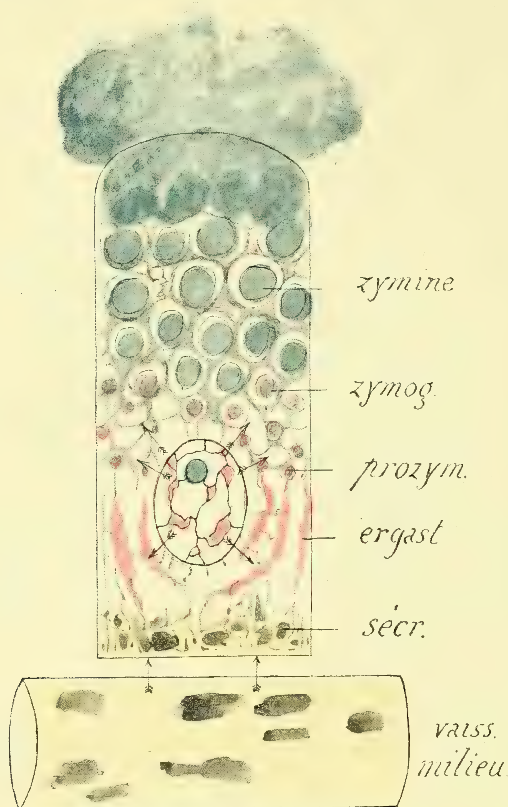


Fig. 411. — *Schéma d'une cellule glandulaire et de la sécrétion*

Le vaisseau sanguin ou milieu nutritif est rempli de substances alimentaires, dont deux ont été figurées : l'une, une substance liquide banale, est indiquée par une teinte fondamentale orangée ; l'autre, qui est spéciale, a été représentée par des masses grises. On retrouve ces deux substances dans la partie basale ou externe de la cellule, qui les a sécrétées en les prenant au milieu. L'ergastoplasma (figuré en rouge) se présente sous forme de filaments basaux granuleux, ayant la même colorabilité que la chromatine nucléaire, qui sont des différenciations du protoplasme ordinaire (laissé en gris). Plus loin, le prozymogène paraît sous la forme de grains situés sur les travées du réseau protoplasmique : prozymogène qui fait, pour ainsi dire, suite à l'ergastoplasme et qui en procède. Puis, c'est le zymogène, sous forme de grains bien plus volumineux, occupant dès à présent dans les mailles de la charpente protoplasmique la situation de véritables enclaves, ayant pris des caractères chimiques spéciaux (indiqués par la teinte conventionnelle verdâtre qui leur a été donnée). Le ferment parfait ou zymine est caractérisé de plus en plus nettement au point de vue chimique et forme des enclaves de plus en plus grosses. La fusion de ces enclaves donne lieu à un magma qui est ensuite expulsé et forme le produit d'excrétion. Les flèches entourant le noyau marquent que celui ci, par son nucléole aussi bien que par sa chromatine, fournit quelque chose de matériel à la sécrétion.

ment l'existence d'une substance protoplasmique qui est proche du produit sécrété, qui au sens fonctionnel est supérieure au protoplasme ordinaire, puisqu'elle est plus voisine que lui du produit définitif, du terme final des transformations.

La sécrétion, ainsi entendue, est un phénomène général, universel même, de la vie cellulaire. *Le pouvoir sécréteur est une propriété, non une fonction de la cellule*, et une propriété tellement générale qu'elle confine à la différenciation, à laquelle tout élément cellulaire est soumis. Une cellule embryonnaire s'allonge-t-elle pour devenir fibre musculaire, et son protoplasma se transforme-t-il en une substance contractile spéciale, c'est de la différenciation. Voilà d'autre part une cellule embryonnaire dont le protoplasma se remplit plus tard de grains de ferment, de pepsine par exemple; c'est de la sécrétion. Quelle différence y a-t-il entre ces deux phénomènes? Il n'en est point de fondamentale, mais il en est une qui a son importance et peut servir de critérium distinctif : c'est que la transformation dans le premier cas a un caractère définitif, et que la propriété de différenciation confère à la cellule un attribut propre qui est permanent ; la transformation dans le second cas est au contraire passagère, et la propriété cellulaire de sécrétion ne cause dans la cellule qu'un changement momentané. Cette propriété générale de sécrétion, toutes les cellules la possèdent; Ranvier a défini la sécrétion l'élaboration au sein du protoplasma d'une substance définie quelconque, et Brown-Séquard avait attribué une « sécrétion interne » à la généralité des tissus. Il ne faut donc pas s'effrayer, comme l'ont fait quelques auteurs (Nicolas, Gley, Laguesse) de la très large acception de ce mot, puisqu'il doit s'appliquer à une propriété générale de la cellule. Une cellule musculaire est un élément sécréteur, et les grains interstitiels déposés dans le sarcoplasme de cette cellule sont, jusqu'à plus ample informé, une marque de la qualité sécrétrice, aussi caractéristique que les grains de pancréatine dans une cellule pancréatique. L'œuf est une cellule sécrétrice, qui ne diffère pas essentiellement d'une cellule glandulaire quelconque, et où la formation du produit sécrété s'accompagne des mêmes modifications cellulaires. Pourquoi ces cellules ne figurent-elles pas et ne doivent-elles pas figurer dans la catégorie des cellules nutritives ? Parce qu'elles ne sont pas nutritives de l'organisme, mais qu'elles se bornent à se nourrir elles-mêmes.

Les *cellules nutritives* nourrissent l'organisme en soustrayant au milieu ambiant les principes nutritifs qu'elles élaborent et transmettent à tous les éléments des tissus ; de même les cellules sensibles assuraient la sensibilité de l'organisme en fixant les vibrations du monde extérieur, les transformant et les distribuant dans tout l'organisme. Comme toutes les autres fonctions de l'économie, celle de nutrition est à trois termes successifs, également nécessaires : la prise, la transformation et la distribution. Cette dernière phase est indispensable ; s'il n'y avait pas distribution à l'organisme des bienfaits de l'activité cellulaire, la cellule ne remplirait plus une fonction de l'organisme, elle n'aurait qu'une propriété et point une fonction. Il va de soi que la cellule qui garderait pour elle-même les matériaux qu'elle a pris au milieu et qu'elle a ensuite élaborés ne pourrait être rangée parmi les cellules nutritives. Toute cellule est plus ou moins contractile, mais nous n'avons appelé musculaire que celle qui s'est spécialisée, chez laquelle la propriété de

contractilité s'est développée au plus haut degré aux dépens des autres propriétés, pour le bien des autres cellules et de l'organisme entier, chez laquelle cette propriété, en raison du principe de la division du travail, est devenue une fonction. De même, toute cellule est sécrétrice, mais nous ne nommerons nutritive que celle qui s'est spécialisée et dont les transformations aboutissent à un produit déterminé, celle dont la propriété s'exerçant non plus d'une façon égoïste, mais pour le bénéfice de la colonie cellulaire tout entière, est ainsi devenue une fonction de sécrétion. Cette fonction de sécrétion doit être désignée par un nom spécial : c'est une *fonction glandulaire*. Les cellules nutritives ou glandulaires sont donc des éléments spécialisés et distributeurs du produit spécial formé.

De là résultent deux conditions nécessaires de la fonction glandulaire. La cellule glandulaire ne devra former qu'un, deux ou trois *produits spéciaux*. Banale, sa production manquerait d'un caractère essentiel dans la fonction glandulaire. Une cellule du parenchyme végétal, pas plus que l'œuf animal, n'est un élément glandulaire. En outre, la cellule glandulaire doit excréter, éliminer son produit et non le conserver, à la différence d'une cellule qui n'est que sécrétrice, qui consomme et n'exporte pas. Si l'excrétion intracellulaire est le dernier acte de la sécrétion, la dernière manifestation de la propriété sécrétrice, l'*excrétion extracellulaire* doit être le couronnement physiologique de la sécrétion, dans une cellule sécrétrice qui est glandulaire. A ce titre non plus, la cellule du parenchyme végétal et l'œuf animal ne pourraient passer pour des éléments glandulaires.

On voit donc qu'il faut se garder de prendre, comme on l'a fait, le terme sécréteur dans un sens trop restrictif, et de donner, comme on l'a fait aussi, une signification trop générale au terme glandulaire.

Article 2. — LES CELLULES GLANDULAIRES ET LES GLANDES

Le temps est loin où pour caractériser une *glande*, on s'adressait à sa forme, la définissant comme un organe creux qui déversait un produit spécial à la surface extérieure ou intestinale du corps. J. Müller ouvrit la voie aux recherches histologiques en attribuant la diversité des sécrétions à la diversité de constitution de la paroi vivante qui limite la glande. Du jour où la glande fut trouvée constituée comme tous les organes par des cellules, les cellules glandulaires, la question fut déplacée du terrain anatomique sur le terrain histo-physiologique. Goodsir fit le premier pas dans ce sens. Il vit que la sépia, cette matière noire que la Seiche produit dans sa poche du noir, qu'elle rejette et dont elle s'entoure comme d'un nuage qui la dérobe à ses ennemis, préexiste sous la forme de grains dans les cellules glandulaires de la poche du noir. Dès lors fut inaugurée une nouvelle période de l'histoire de nos connaissances sur les glandes, illustrée surtout par les travaux de R. Heidenhain et de Ranvier, période histo-physiologique, où l'on étudie la structure et le fonctionnement de la cellule glandulaire. On ne se demande plus désormais ce qui est une glande, mais ce qu'est une *cellule glandulaire*. Pour reconnaître cette cellule, on dispose de deux critériums, l'un physiologique, l'autre morphologique. Il faut, en premier lieu,

que la cellule réponde à une division du travail physiologique, qu'elle ne travaille pas pour son propre compte, mais qu'elle mette son activité au service de l'organisme entier ; de là résulte, comme conséquence en quelque sorte pratique, que le produit d'une cellule glandulaire devra, sous une forme ou sous une autre, quitter cette cellule, être excrété, si bien que l'excrétion devient le corollaire indispensable de la sécrétion et le caractère nécessaire de la fonction glandulaire. Corrélativement à la division du travail et à la spécialisation physiologique, marche la différenciation histologique. Toute cellule qui, pour sécréter une substance spéciale destinée à être excrétée, a pris des caractères nouveaux distincts des caractères primitifs est glandulaire ; et on peut ajouter que, plus la cellule s'écartera du type primitif et sera différenciée, plus elle sera glandulaire. Mais ce critérium morphologique de la différenciation glandulaire, quel sera-t-il pratiquement, et à quel signe objectif reconnaîtrons-nous sous le microscope une cellule glandulaire? Nous devrons d'abord lui trouver les caractères d'une cellule sécrétrice et y déceler le produit de sécrétion, qui, dans l'immense majorité des cas, se présentera sous la forme de grains. Mais puisque la cellule glandulaire est de plus un élément sécréteur spécialisé, il ne suffira pas que ces grains nous apparaissent sous la forme banale de granula, de bioblastes d'Altmann, sans doute communs à toutes les cellules sécrétrices, formes banales de l'activité sécrétoire. Ces grains devront se distinguer par certains caractères de ceux d'une autre cellule glandulaire, d'espèce différente, et ils se distingueront par les transformations spéciales qu'ils subissent ultérieurement. C'est ainsi que dans une cellule muqueuse, les grains deviendront du mucigène qui, en s'hydratant, formera du mucus ; dans les glandes salivaires, dans celles de l'estomac, dans le pancréas, ils se transformeront respectivement en zymogène, pepsinogène, trypsinogène, qui finalement fourniront la diastase, la pepsine, la trypsine. Ainsi, reculant toujours les limites de l'observation, l'unité morphologique est devenue de plus en plus petite ; c'était d'abord la glande, ce fut ensuite la cellule glandulaire, c'est à présent le *grain de sécrétion glandulaire*, le grain spécial. Mais ce n'est pas tout ce qu'il faut pour caractériser morphologiquement une cellule glandulaire. Il faudra encore s'assurer, par l'observation microscopique directe ou par l'analyse chimique, que le produit de sécrétion quitte la cellule, qu'il est excrété. Soit, par exemple, une cellule muqueuse de l'intestin ; nous devrons la voir gonflée de mucus, et ce mucus même débordant dans la cavité intestinale en un bouchon épais, produit caractéristique qu'elle va éliminer. Cette seconde phase, excrétrice, de l'acte sécrétoire passait autrefois pour la plus importante ; c'était la sécrétion des physiologistes, qui attendaient, pour parler de sécrétion, d'avoir vu le produit sécrété sourdre par l'orifice de la cavité glandulaire. La cellule bourrée de mucus était l'élément glandulaire en pleine activité sécrétrice. Depuis les travaux de Ranvier, van Gehuchten, Nicolas, on a changé d'opinion sur le compte de cette cellule pleine de mucus. On dirait d'elle à présent, et avec raison, que, loin d'être en activité, elle est au repos, qu'elle ne sécrète pas, qu'elle excrète, que la sécrétion proprement dite, l'acte cellulaire véritable, y est depuis longtemps terminée et qu'elle a pris fin avec la sécrétion ou excrétion intracellulaire, qui en a été le dernier stade. Ce qui reste maintenant à faire pour

achever physiologiquement la sécrétion et la rendre utile, c'est l'excrétion hors de la cellule : phénomène passif où la cellule n'intervient pas nécessairement et qui peut reconnaître des causes extérieures purement mécaniques.

Les cellules nutritives ou glandulaires sont de provenance soit épithéliale, soit mésenchymateuse. Elles sont aussi tantôt fixes, faisant partie d'un tissu solide, tantôt mobiles, nageant dans un liquide ou se mouvant librement à travers l'organisme ; ce deuxième cas est celui des globules rouges du sang et des amibocytes. Lorsqu'elles sont fixes, elles appartiennent tantôt à un épithélium et recouvrent une surface, tantôt à un amas mésenchymateux et comblent des interstices. Dans le premier cas, la face superficielle et la face profonde de la cellule glandulaire diffèrent et, comme toute cellule épithéliale, l'élément glandulaire offre une différenciation polaire nette. Dans le cas de cellules fixées mésenchymateuses, cette différenciation fait, au contraire, défaut, et la cellule glandulaire est organisée d'une façon indifférente selon toutes les directions. Ainsi une cellule muqueuse de l'intestin est différenciée, tournant vers la cavité intestinale la partie de la cellule où s'accumule le produit de sécrétion ; une cellule adipeuse ne l'est pas.



FIG. 412.— *Foie de Grenouille* (Rana temporaria L.) (*Grenouille d'hiver*). *v*, vaisseau capillaire sanguin. – *cb*, canalicule biliaire. Remarquer que les noyaux des cellules hépatiques sont situés du côté du vaisseau sanguin, et que le produit excrémentitiel biliaire déposé sous forme de fins granules s'accumule du côté du canalicule biliaire. Les flèches indiquent le sens des deux courants, des deux sécrétions, interne et externe. × 500.

C'est tantôt au milieu ambiant, tantôt au milieu intérieur que les cellules nutritives puisent les matériaux premiers de leur activité. Ainsi les cellules respiratoires du poumon et des trachées prennent l'oxygène nécessaire à leur fonction dans le milieu aérien ; les cellules intestinales tirent directement les matières à absorber et à élaborer du contenu de l'intestin ; les cellules glandulaires, au contraire, telles que celles du foie, du rein et tant d'autres empruntent au sang, à la lymphe, au liquide du cœlome les subs-

tances qu'elles doivent sécréter. D'autre part, c'est tantôt dans le milieu



Fig. 413. — *Schéma des principales formes de glandes.*

Ts, glande tubuleuse simple (glande de Lieberkühn de l'intestin, glande sudoripare). — Tr, glande tubuleuse ramifiée (glandes pyloriques de l'estomac des Mammifères). — Tc, glande tubuleuse composée (les branches de la ramification glandulaire étant souvent anastomosées ensemble) (certaines glandes salivaires, rein, foie, testicule). — As, glande alvéolaire simple (petites glandes sébacées). — Ar, glande alvéolaire ramifiée (grosses glandes sébacées). — Ac, glande alvéolaire composée (glandes salivaires, poumon). En jaune, les parties sécrétrices des glandes.

extérieur, tantôt dans le milieu interne (sang, lymphe et cœlome) que les cellules nutritives rejettent le produit sécrété ; dans le premier cas, la sécrétion est dite externe ; dans le second, elle est interne. Par exemple, une cellule hépatique de Vertébré (fig. 412) évacue dans les deux sens un produit de sécrétion différent : par l'une de ses faces, elle rejette la bile dans les canaux biliaires, de là dans la cavité intestinale et enfin à l'extérieur ; par la face opposée, elle déverse du sucre dans les capillaires sanguins.

Les éléments glandulaires peuvent donc posséder une double sécrétion, externe et interne ; et bien que certains d'entre eux paraissent ne jouir que de l'une seulement des deux sécrétions, il est possible que tous sécrètent à la fois par leurs deux faces et dans les deux sens. Enfin, à un point de vue exclusivement physiologique, les cellules glandulaires se distinguent encore en deux catégories.

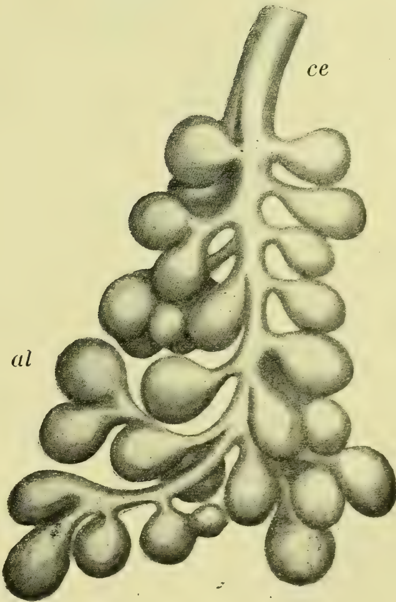


Fig. 414. — *Modèle en cire d'un partie de la glande parotide de l'Homme.*

Analogie de forme avec une grappe de raisin. — *ce*, conduits excréteurs. — *al*, alvéoles sécréteurs. Très grossi. D'après Maziarski.

Les unes, en effet, sécrétent des substances qui sont utiles à l'organisme et qui, pour cette raison, ne seront pas rejetées au dehors, mais devront rentrer d'une façon ou d'une autre dans le corps ; ce sont les cellules sécrétantes proprement dites, chargées d'accomplir les sécrétions de l'organisme. Les autres sécrètent des produits qui sont nuisibles ou inutiles à l'économie et qui doivent en être définitivement éliminés, excrétés ; ce sont les cellules excrétantes ou cellules d'élimination. Parmi les premières, citons



Fig. 415. — *Corps thyroïde du Chien, glande close à sécrétion interne.*
Absence de canaux excréteurs. *vt*, paroi des vésicules thyroïdiennes. — *c*, contenu colloïde (sécrétion) des vésicules. — *tc*, tissu conjonctif interstitiel. — *v*, vaisseau sanguin.

les cellules des glandes du tube digestif ; comme exemple des secondes, on peut nommer les cellules du rein, les amibocytes.

Les cellules glandulaires sont *isolées* ou *réunies en organes qui sont les glandes.*

Isolées, les cellules glandulaires présentent fréquemment des dispositifs très compliqués qui facilitent l'acte sécrétoire, par exemple des canaux excréteurs qui donnent issue au produit de sécrétion et que nous avons étudiés avec les organes de la cellule.

Les glandes affectent *diverses formes* (fig. 413), et l'on doit envisager séparément le cas où les cellules sont *en rapport avec le milieu externe* et celui où elles entrent *en relation avec le milieu interne.*

Dans le premier, tantôt les rapports avec le milieu sont directs. La glande, étalée en une membrane à la surface d'un organe, sépare cet organe du

milieu extérieur, en forme le revêtement, l'épithélium. L'épiderme, l'épithélium stomacal et intestinal sont dans ce cas. Ou bien les rapports avec le milieu sont moins directs, car la glande est une portion invaginée de la membrane épithéliale, et sa cavité est un enfoncement plus ou moins profond et plus ou moins anfractueux. Ce sont là les *glandes externes* ou glandes ouvertes proprement dites, celles auxquelles le plus souvent on pense quand on prononce le mot de glandes ; ce sont, autrement dit, les



Fig. 416. — *Hypophyse du Chien, glande à sécrétion interne.*
Pas de conduits excréteurs. Cordons glandulaires creusés çà et là d'une lumière minime *l.* — *c*, cellules ordinaires. — *cchr*, cellules chromophiles. — *v* vaisseaux sanguins. — *tc*, tissu conjonctif interstitiel.

« glandes » au sens anatomo-descriptif restreint. Ces glandes se divisent ordinairement en deux parties : une profonde, ou *portion sécrétrice*, qui est la partie active et glandulaire ; une plus superficielle, la partie excrétrice ou *canal excréteur*, qui relie la précédente à la surface de l'organisme et qui sert de conduit vecteur aux produits sécrétés. On avait autrefois établi une différence tranchée entre les glandes, selon la forme de la partie sécrétrice comparée à celle du canal excréteur. Tantôt, en effet, les deux portions ont un diamètre semblable et la glande a ainsi dans tout son trajet la forme d'un tube régulièrement calibré (« glande en tube »). Tantôt, au contraire, la partie profonde ou sécrétrice est dilatée en une sorte d'ampoule appelée « utricule », « acinus », « follicule », « alvéole », qui est appendue au canal excréteur comme un grain de raisin à son pédicule (« *glande alvéolaire* ou *acineuse* ») (fig. 414). Mais cette différence n'a pas une valeur absolue. A défaut de cette distinction, on peut séparer parmi les glandes celles qui sont *simples* et celles qui sont *composées* ; dans les premières, la

cavité glandulaire est simple ; dans les autres, elle est ramifiée, et la glande affecte dans son ensemble la forme d'une grappe parfois très compliquée. On est ainsi amené à distinguer (fig. 413) six types principaux de glandes : les *glandes tubuleuses simples*, les *glandes tubuleuses ramifiées*, les *glandes tubuleuses composées*, les *glandes alvéolaires simples*, les *glandes alvéolaires ramifiées*, les *glandes alvéolaires composées*.

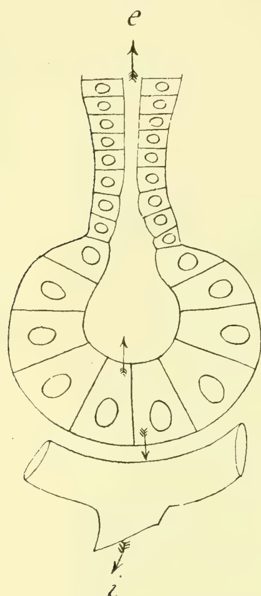


Fig. 417. — *Schéma de la sécrétion externe et de la sécrétion interne dans une même glande.*

Le schéma représente un acinus glandulaire. La sécrétion s'écoule dans le sens de l'une des flèches à l'extérieur par la voie du canal excréteur *e* (sécrétion interne) ; d'autre part, elle est évacuée du côté intérieur selon la direction de l'autre flèche, dans le vaisseau sanguin *i*, qui joue le rôle de canal excréteur interne (sécrétion interne).

Les glandes qui ne sont en rapport qu'avec le milieu interne se nomment par opposition aux précédentes : *glandes à sécrétion interne*. Cette importante catégorie, qui, il n'y a pas longtemps encore, était inconnue ou tout au moins mal connue, a été instituée en premier lieu par Brown-Séquard ; elle compte aujourd'hui un grand nombre d'organes glandulaires.

Le corps thyroïde (fig. 415), les capsules surrénales, l'hypophyse (fig. 416), les organes adipeux sont des glandes à sécrétion interne. Plongées dans le milieu interne de l'économie, parmi les autres organes, ces glandes ne communiquent pas avec l'extérieur ; elles sont dépourvues de canaux excréteurs qui puissent conduire au dehors le produit de la sécrétion. Mais elles sont pénétrées par d'abondants vaisseaux sanguins qui se mettent en rapport intime avec les éléments glandulaires et dans lesquels ceux-ci déversent le produit sécrété ; ces vaisseaux sanguins représentent donc physiologiquement les canaux excréteurs des glandes à sécrétion interne. Le foie et d'autres organes glandulaires sans doute aussi sont des *glandes à double sécrétion externe et interne* (fig. 417), possédant deux sortes de conduits excréteurs physiologiques : les uns, les canaux biliaires, débouchant au dehors et conduisant la bile, produit de la sécrétion externe des cellules hépatiques ; les autres, les vaisseaux sanguins, emmenant les produits de la sécrétion interne, le sucre hépatique notamment.

CHAPITRE II

La substance et les produits glandulaires. Mécanisme de la sécrétion glandulaire.

Article premier. — LA SUBSTANCE GLANDULAIRE

C'est une nécessité philosophique que tout phénomène ait un substratum matériel ; il est nécessaire qu'un acte physiologique, tel que la contraction, ou la sensation, ou la sécrétion, ait comme support une organisation déterminée et spéciale de la substance qui présente ces différentes modalités de l'activité cellulaire. Nous avons vu en effet déjà qu'il y a une substance contractile répondant au phénomène de la contraction musculaire, distincte de la substance sensible qui correspond aux sensations. Il doit donc y avoir une substance glandulaire dont l'activité se traduit par la sécrétion glandulaire. Mais tandis que la substance musculaire et la substance sensible se caractérisaient par une structure déterminée, bien spéciale et bien distincte de celle de tout autre élément cellulaire, on chercherait vainement dans les cellules glandulaires une structure aussi directement en rapport avec la fonction. La cause en est, sans doute, à ce que les phénomènes de sécrétion plus que tous les autres peut-être ont un caractère banal et appartiennent à toutes les cellules et que, par suite, l'organisation cellulaire qu'ils exigent peut revêtir une forme beaucoup moins particulière.

Si cependant on voulait trouver à la substance de la cellule glandulaire un caractère qui la distingue, on devrait le chercher, ce semble, dans cette mutabilité extrême de la substance qui s'achemine par une série longue et encore mal connue de formes structurales, de passages et d'étapes chimiques jusqu'au produit sécrété définitif. Quelques-unes seulement de ces formes structurales et de ces étapes chimiques ont été décrites. C'est ainsi que, dans certains éléments glandulaires, on connaît l'existence de filaments particuliers, signalés tout d'abord par Solger et décrits depuis par Garnier, P. et M. Bouin, Théohari et d'autres sous le nom d'*ergastoplasma*, c'est-à-dire de protoplasma élaborateur. Dans une cellule d'une glande salivaire, par exemple, ces filaments sont situés dans la partie basale de la cellule, ce pourquoi on les a nommés aussi « filaments basaux » (fig. 418). Ils sont remarquables par leur aspect, par leur grosseur et par leur coloration élective basophile analogue à celle de la chromatine nucléaire qui leur a valu

de certains auteurs les noms de « cytosomes », « pseudochromosomes ». Dans certaines cellules, comme celles des reins des Vertébrés et des Invertébrés, des tubes de Malpighi et d'autres organes, la disposition est assez différente; les filaments, au lieu d'être distribués à peu près sans ordre, sont rangés parallèlement les uns aux autres comme autant de bâtonnets (voir fig. 39); R. HEIDENHAIN, qui a découvert cette structure, croyait qu'il s'agissait de bâtonnets véritablement indépendants et isolés les uns des autres. Le « corps paranucléaire » ou *Nebenkörper* est aussi une formation assez répandue dans les éléments glandulaires, où NUSSBAUM l'a signalé le premier; il est sans doute en rapport avec la sécrétion, et a été considéré même par certains auteurs comme la réserve d'où la cellule pouvait tirer le matériel sécrété.

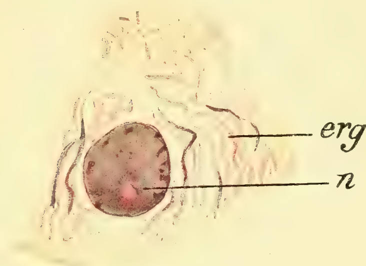


FIG. 418. — *Cellule glandulaire séreuse de la glande sous-maxillaire de l'Homme avec les filaments basaux ergastoplasmiques.* × 1.000. D'après GARNIER.

Ces formations diverses ne se rencontrant que dans le cytoplasme, on pourrait croire que celui-ci prend seul part aux phénomènes de sécrétion glandulaire.

Du côté du noyau, cependant, on observe aussi des transformations que nous avons déjà appris à connaître (livre II, p. 143 et suiv., et livre III, p. 222). Ce sont des changements de coloration, des changements de forme du noyau, qui présente des incisures, des clivages, comme s'il se préparait à la division; ce sont même d'importantes modifications structurales, telles que la formation dans le noyau de segments chromatiques ou chromosomes comparables à ceux du noyau en voie de division cellulaire. Tous ces phénomènes montrent que la cellule tout entière est absorbée par l'acte sécrétoire et que toutes ses parties y prennent une part plus ou moins importante. A cet égard, la sécrétion paraît mettre la cellule dans un état de mouvement, dans un état cinétique, qu'on pourrait mettre sur le même rang que celui de la division cellulaire et qui équivaudrait physiologiquement à ce dernier. L'état sécrétoire et l'état de division s'opposeraient et s'excluraient l'un l'autre. On a remarqué, en effet, que les cellules en activité sécrétrice ne présentent pas, en règle générale, de phénomènes de division; il n'y a à cette règle que quelques exceptions, peut-être plus apparentes que réelles, que BIZZOZERO, SACERDOTTI et d'autres ont signalées, ayant vu, par exemple, des figures de division

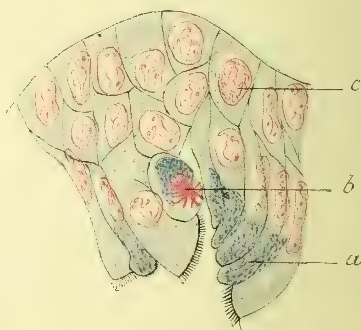


FIG. 419. — *Cellules épithéliales de la muqueuse stomacale (région cardiaque) de la Grenouille, dont quelques-unes en voie de division.*

a, cellules épithéliales muqueuses. — *b*, cellule muqueuse en division, renfermant des granulations de mucine. — *c*, cellule muqueuse au premier stade de la division. D'après SACERDOTTI.

dans des cellules muqueuses de l'estomac qui contenaient une masse muqueuse (fig. 419).

Article 2. — LES PRODUITS DE SÉCRÉTION GLANDULAIRE

Nous avons maintenant quelques détails à donner sur les produits de sécrétion, et tout d'abord sur leur forme.

Dans certaines glandes, le produit est liquide ou amorphe, et il échappe complètement à l'observation microscopique. Dans beaucoup d'autres cas, au contraire, et dans celui de presque tous les organes glandulaires appelés glandes au sens étroit et anatomique, le produit de sécrétion se présente sous la forme de grains qui sont solides ou qui le deviennent après fixation ou coagulation et proviennent de gouttelettes liquides (fig. 420). Les grains ont été observés tout d'abord par Pflüger, v. Ebner et Nussbaum. C'est une forme de sécrétion extrêmement répandue; la liste des localités glandulaires où des grains ont été décrits occuperait plusieurs pages; on les a observés dans les glandes salivaires, le pancréas et le foie (nombreux auteurs) dans les glandes venimeuses (Lindemann), dans le corps thyroïde (Andersson), l'épididyme (van der Stricht, Henry), le rein (Meves) et dans tant d'autres organes qui remplissent des fonctions glandulaires. Comme nous allons bientôt le voir, ces grains de sécrétion sont précédés d'autres grains qui ne sont pour ainsi dire pas mûrs et qui représentent un des états transitoires de la matière protoplasmique en voie de transformation sécrétrice.

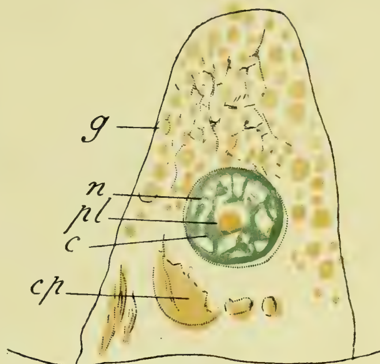


Fig. 420. — *Cellule glandulaire du pancréas de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.).

n, noyau. — *cs*, caryosomes. — *pl*, plasmosomes (nucléoles). — *cp*, corpuscules paranucléaires ou *Nebenkörper*. — *g*, grains de sécrétion. × 500.

La forme granuleuse n'est d'ailleurs pas la seule qu'on observe : on peut encore trouver des filaments. Le produit de sécrétion peut aussi cristalliser à l'intérieur de la cellule. C'est ainsi qu'on a décrit (Ebstein et Nicolaier, Sauer) des cristaux d'urates dans certaines cellules du rein (cellules uratiques). Les cellules du foie peuvent aussi sécréter des cristaux d'hémoglobine; si, comme Browicz l'a fait, on injecte une solution d'hémoglobine dans le système veineux d'un Chien, l'hémoglobine expérimentale apportée aux cellules hépatiques par le sang de la veine porte est reprise par ces cellules, à l'intérieur desquelles elle cristallise. Dans certaines cellules, comme les cellules interstitielles du testicule de l'Homme, c'est surtout sous forme de cristaux (cristaux de Reinke) que se dépose le matériel sécrété.

Une question de quelque intérêt est celle de l'identité du produit sécrété, déposé dans la cellule, et du produit excrété et définitif. Tantôt les deux produits sont identiques; tantôt, au contraire, ils diffèrent notablement, et les

dépôts cellulaires doivent subir une importante transformation avant d'être éliminés. Ainsi, d'après les observations de Gilson sur la sécrétion de la soie dans les glandes des chenilles qui filent un cocon, le fil de soie dérive simplement du durcissement du liquide sécrété par les cellules. E. Giacomini a retrouvé dans les cellules de l'oviducte de la Poule des filaments sécrétés entièrement semblables à ceux qui, par leur feutrage, forment la membrane coquillière de l'œuf. Il n'y a aucune différence apparente entre les boules de sécrétion encore incluses dans les cellules de l'épididyme et celles qui excrétées remplissent la lumière du tube épididymaire. Dans d'autres cas, au contraire, le produit sécrété paraît subir des changements profonds en passant hors de la cellule. Il est certain que dans le cas des glandes salivaires de la glande lacrymale, et en général des glandes dites « séreuses » (parce que le liquide qu'elles produisent ressemble à de la sérosité), le produit de sécrétion ne quitte pas la cellule sous la forme de grains, puisqu'on ne retrouve pas ces grains dans l'humeur excrétée dans les canaux de la glande, mais que ces grains ne peuvent quitter la cellule que sous forme dissoute.

Article 3. — MÉCANISME DE LA SÉCRÉTION GLANDULAIRE

I. La sécrétion

Il y a deux manières de se représenter la production de la matière sécrétée, ou, comme on s'exprime assez improprement, le *mécanisme de la sécrétion*. Ces deux manières de concevoir le phénomène se sont succédé tour à tour, et on les retrouve dans l'histoire de la sécrétion pour presque toutes les espèces de glandes. On a cru tout d'abord que les cellules glandulaires se détruisaient pour former le produit de sécrétion. R. Heidenhain lui-même, en comparant une glande en activité et une glande au repos, avait été frappé de la différence qu'il y avait entre les deux, à tel point qu'il crut ne pouvoir expliquer l'état de la première que par la destruction des cellules glandulaires. La glande mammaire fournissait l'exemple le plus saisissant de ce mode destructif de sécrétion ; le lait était le résultat de la dégénérescence graisseuse et de la fonte totale des cellules de la glande (R. Virchow). A cette opinion succéda une autre, qui est l'antithèse de la première. Tandis qu'en effet dans celle-ci la sécrétion était le résultat d'une dégénérescence et d'une mort de la cellule, l'opinion nouvelle fait de la sécrétion un phénomène vital au plus haut chef. Pflüger et ses élèves furent des premiers à montrer que, contrairement à ce que l'on croyait alors, les cellules glandulaires produisent la substance sécrétée sans se détruire et parcourent plusieurs fois le cycle évolutif. Cette conception de la sécrétion rencontra de plus en plus de faveur jusqu'à détrôner l'autre sur les points et pour les glandes mêmes où elle paraissait le plus inattaquable. Dans la glande mammaire elle-même, prototype de la formation glandulaire par nécrose cellulaire, le lait doit son origine à l'activité propre des cellules de la glande, qui sécrètent les globules graisseux de lait comme d'autres cellules le font pour d'autres produits (Langer, Michaelis, etc.).

A un certain moment, les deux interprétations se trouvèrent en présence, l'une et l'autre admises, l'une pour certaines glandes, la seconde pour d'au-

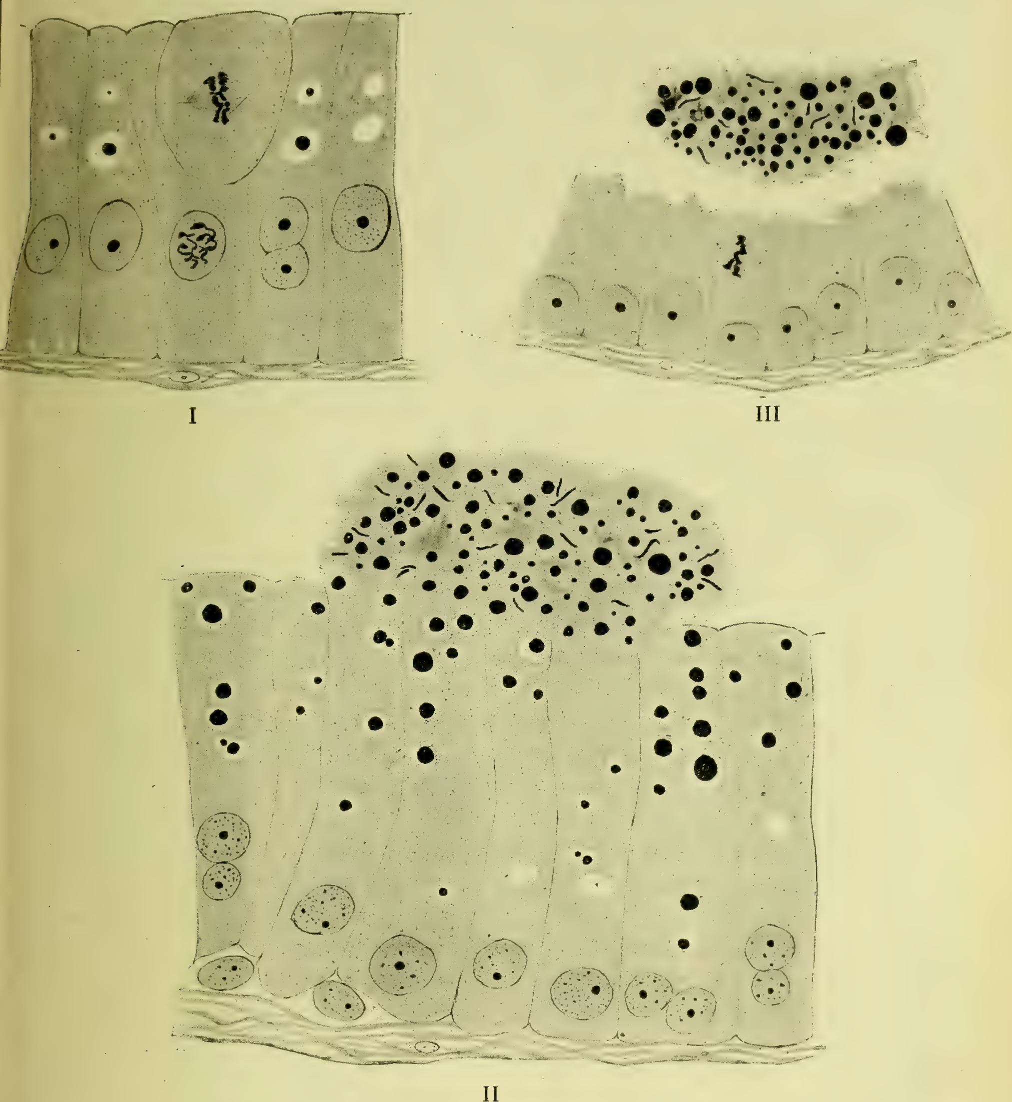


Fig. 421. — *Trois stades de la vie des cellules glandulaires dans l'épididyme d'un Lézard* (Lacerta agilis L.).

Ier stade. Multiplication par division indirecte (mitotique) des cellules épididymaires. — IIe stade. Sécrétion; les cellules contiennent des boules safranophiles accumulées surtout dans leur portion supérieure voisine de la lumière du tube; celle-ci renferme en quantité des boules safranophiles semblables et des spermatozoïdes. — IIIe stade. Excrétion; les cellules se sont décapitées; leur partie supérieure, qui contient les produits de sécrétion, est tombée, si bien que la cellule est diminuée de moitié; boules safranophiles et spermatozoïdes dans la lumière du tube. D'après des préparations d'Henry.

tres. Ranvier distingua par exemple les glandes en *deux catégories* : celles qu'il appela *holocrines*, dont les cellules frappées de dégénérescence et nécrosées constituent tout entières le produit de sécrétion : la glande mam-

maire, les glandes sébacées de la peau et d'autres encore ; — celles qu'il nomma *mérocrines*, parce qu'une partie seulement d'elles-mêmes forme le produit de sécrétion, si bien que la cellule ne disparaît pas avec la sécrétion, mais continue de vivre et peut recommencer un nouveau cycle : telles les glandes salivaires, le foie, le rein et tant d'autres.

La catégorie holocrine mérite-t-elle d'être conservée ? D'après tout ce que nous avons dit du processus de la sécrétion en général, le phénomène sécrétoire est un acte vital, et un tel acte n'est pas la déchéance et la mort. Il ne peut y avoir sécrétion holocrine au sens ancien attaché à ce mot. Il est certain cependant qu'une partie plus ou moins considérable de la cellule peut tomber, être éliminée et constituer le produit glandulaire. C'est ce qu'on a observé pour la glande mammaire, où le noyau paraît entrer dans la formation du produit ; c'est aussi ce qu'on a vu pour l'épididyme, où la moitié superficielle de la cellule se détache, entraînant le produit de sécrétion dans la cavité du canal (fig. 421). Mais ces parties cellulaires tombent comme des feuilles mortes ou des fruits mûrs, et ce qu'elles emportent avec elles ne fait plus partie intégrante et vivante de la cellule et n'est plus qu'un produit. De telles cellules ne sont holocrines que parce qu'elles sont plus complètement mérocrines, et que l'élimination glandulaire s'y opère tout d'un bloc, au lieu de se faire en détail.

Il n'y a donc au fond et essentiellement qu'*un seul processus de sécrétion* : la transformation graduelle de la substance cellulaire, passant par plusieurs états, dont le dernier est le produit sécrété définitif. Quels sont les faits connus qui jalonnent ce processus transformateur, et d'après ces faits quelle idée peut-on s'en former ?

Les faits sont nombreux, mais bien disparates, et encore peu propres à faire naître une conception univoque du phénomène de la sécrétion, parce qu'il serait bien dangereux encore de les mettre en série. Voici quelques-uns de ces faits :

Nous savons qu'Altmann et ses élèves ont montré l'existence, dans un grand nombre d'éléments cellulaires, de grains ou *granula* qui dans les diverses espèces de cellules ont les mêmes caractères essentiels. Ces granula, qu'on observe dans les éléments glandulaires comme dans les autres, et même plus aisément que dans les autres, y représentent, comme on l'a déjà vu, la forme commune et banale et aussi l'état premier du produit de sécrétion. On a constaté que ces granula, colorés par exemple en rouge par la méthode d'Altmann, prennent, dans certaines cellules qui élaborent de la graisse, sous l'influence de l'acide osmique, une coloration noire, comme on l'observe dans les cellules graisseuses et aussi dans celles qui, comme les cellules épithéliales de l'intestin, absorbent les graisses du tube digestif. Le granulum graisseux noirci par l'acide osmique est le produit définitif de l'activité glandulaire de la cellule.

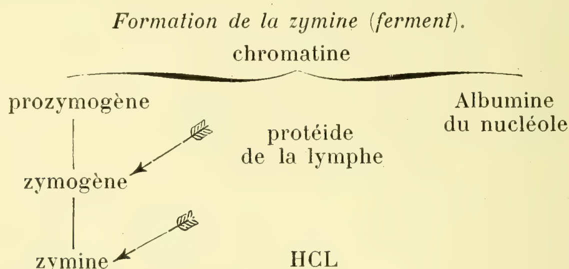
Les recherches de Garnier et d'autres sur les *filaments basaux* ou *ergastoplasme* des cellules glandulaires ont montré que la différenciation de ces filaments précède l'apparition des dépôts sécrétés, et que c'est au moment où l'activité cellulaire est sans doute la plus grande que l'ergastoplasme est le plus évident, qu'il offre le plus de développement, qu'il est le plus nettement colorable par les couleurs basiques d'aniline. C'est sous l'influence, sinon

aux dépens des filaments ergastoplasmiques que paraît se former le produit définitif. Mais la formation de ce produit, dans l'état actuel des observations, semble affecter deux modes différents au moins. Dans l'un, qui a été observé par Théohari dans les cellules glandulaires de l'estomac et du rein des Vertébrés, on voit paraître, à côté des filaments ergastoplasmiques, des traînées de granulations acidophiles, colorables par exemple par la fuchsine acide en rouge, tandis que l'hématoxyline ou d'autres colorants donnent une teinte bleue à l'ergastoplasme ; c'est là la première apparition du matériel de sécrétion. L'autre mode est plus anciennement connu et a été décrit il y a déjà longtemps par plusieurs histologistes, dont surtout Langley et Ranvier. Il consiste essentiellement en ce que le produit de sécrétion apparaît en premier lieu sur les travées mêmes de la charpente cellulaire sous la forme de petits grains qui ne sont encore qu'un état tout à fait préparatoire de la substance définitive; qu'ensuite ces grains grossissent, se transforment chimiquement, en s'hydratant par exemple, et tombent dans les mailles du réseau cellulaire, où ils forment le produit parfait.

Les observations faites ultérieurement par quelques auteurs, par exemple Moller sur les cellules de Paneth (cellules spéciales qui tapissent le fond des glandes de Lieberkühn de l'intestin), Nicoglu sur les glandes cutanées venimeuses des Amphibiens, Ellermann sur les cellules muqueuses de l'oviducte des Amphibiens, vérifièrent et précisèrent le processus : dans un premier stade, on trouve sur le réseau cellulaire de petits grains albuminoïdes très colorables ; ces granules se transforment dans un second stade en grains plus gros qui tombent dans les mailles du réseau cellulaire ; grains desquels résultent enfin les substances définitives, les masses de mucus par exemple.

Quand on dit que le produit de sécrétion est le résultat de la transformation de la substance cellulaire, on n'entend pas réserver au seul protoplasma du corps cellulaire la faculté de fournir ce produit. Le noyau lui aussi contribue à le former ; mais ce qu'il cède à la matière sécrétée est une substance en quelque sorte plus subtile, qui ne se présente pas sous une forme figurée, de sorte que la contribution du noyau à la sécrétion est beaucoup moins évidente, quoique tout aussi certaine, que celle du protoplasma. Elle est rendue certaine en effet par les indices que nous avons signalés plus haut, tels que les changements de coloration et de forme du noyau dans les cellules en voie de sécrétion. Elle est prouvée aussi, semble-t-il, par l'analyse chimique, qui a montré dans le produit de sécrétion l'existence de corps, le phosphore, le fer, que contient le noyau et qu'il est seul dans la cellule à posséder en abondance (Mac Callum). Aussi certains auteurs, tels que Mac Callum et Carlier, en remontant étapes par étapes aux origines du ferment sécrété, de la zymine, lui ont-ils reconnu pour source première et unique la chromatine du noyau. Dans le schéma ci-contre de la formation de la zymine, qui est dû à Carlier, la chromatine, formée d'acide nucléique et d'une substance albuminoïde, cède au cytoplasma son acide nucléique devenu soluble, qui va y former le prozymogène, tandis que la substance albuminoïde, devenue libre, passe au nucléole. Quand la cellule reçoit de la lymphe du matériel protéique, le prozymogène fixe cette matière protéique pour devenir zymogène, composé qui se dépose sous forme de granules,

qui est moins stable que le prozymogène et se dissout facilement dans les acides, en constituant le produit définitif ou zymine.



II. L'EXCRÉTION

Ayant fait connaître les données les plus essentielles relatives à la sécrétion proprement dite, il reste à examiner le mécanisme de l'excrétion. Ici la distinction des cellules mérocrines et holocrines retrouve tous ses droits. Une cellule holocrine est celle qui élimine la presque totalité de sa substance, laquelle constituera le produit de sécrétion. Voilà par exemple une cellule épithéliale de l'épididyme (fig. 421), dont toute la partie supérieure, avoisinant la lumière, bourrée de grains de sécrétion, se décapite, laissant tomber dans le tube épididymaire la plus grande partie de sa substance transformée. Il en est à peu près de même avec une cellule de la glande mammaire, dont la portion libre s'égrène en globules de lait qui tombent dans la cavité glandulaire. Affectée par cette grave mutilation, la cellule glandulaire n'est cependant pas morte, et devra ensuite se régénérer *ad integrum*.

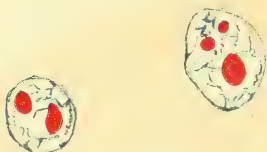


FIG. 422. — *Cellule du corps de Wolff d'un embryon de Mouton de 4 cm. 5 de longueur en état d'excrétion.*

De chaque cellule sort une protubérance qui soulève et refoule les bordures ciliées et qui constituera le produit excrété. × 750.

Au contraire, dans le plus grand nombre des cas, l'excrétion se fait en détail et non plus en bloc, soit que les produits de sécrétion figurés sous forme de boules ou de grains quittent un à un la cellule, soit plus habituellement que la substance sécrétée s'écoule sous forme liquide. Dans le premier cas seulement, on le comprend, l'excrétion glandulaire donne lieu à une image microscopique. On voit alors par exemple le produit sécrété s'accumuler dans la partie superficielle de la cellule sous forme d'une ou plusieurs boules claires qui font hernie à la surface libre de la cellule, se frayant souvent un passage à travers la bordure ciliée ou cuticulaire qui recouvre le corps cellulaire, et finalement se détachent et tombent (fig. 422). C'est ce que par exemple ont observé VAN GEHUCHTEN sur les cellules intestinales de la larve d'un Diptère, le *Ptychoptera*, et NICOLAS sur les cellules

des tubes urinifères du corps de Wolff ou rein primitif. Il n'est pas prouvé cependant que ces boules ne soient pas des formations artificielles, dues aux réactifs (Heidenhain, Vignon). Le plus communément, le produit sécrété s'échappe sous forme liquide, dissoute. Tel est le cas pour les glandes salivaires, la glande lacrymale, les glandes de l'estomac et, d'après Benda, pour l'hypophyse. Il peut arriver cependant, quand le processus sécrétoire est très intense, et que l'excrétion se fait par suite avec rapidité, par exemple après la pilocarpinisation de l'animal (qui excite la fonction glandulaire), que le zymogène normalement éliminé sous la forme liquide soit excrété directement à l'état de grains (Garnier).

III. Nerfs glandulaires.

La sécrétion glandulaire est sous l'influence de nerfs réactionnels spéciaux, les *nerfs glandulaires*, dont la place est à côté des nerfs moteurs proprement dits ou nerfs musculaires. Les recherches anciennes de Pflüger et de Kupffer ont établi que des nerfs particuliers abordent les alvéoles glandulaires et se distribuent à leurs cellules. Les observations plus récentes de Fusari et Panasci, Korolkow, Dmitrijewski, etc., ont permis de suivre leur distribution plus avant. Les divisions ultimes des fibres nerveuses forment un « réseau sous-épithélial », situé entre l'épithélium et la membrane d'enveloppe de l'alvéole glandulaire ; de ce réseau partent des ramuscules très fins qui montent entre les cellules glandulaires et se terminent à leur surface par des boutons disposés de diverses façons.

CHAPITRE III

Les cellules nutritives.

Nous avons à présent à passer en revue les principales espèces de cellules nutritives. Il est bien entendu que, pour beaucoup de ces espèces cellulaires, la fonction nutritive n'est pas exclusive et qu'elles remplissent dans l'organisme d'autres rôles encore, notamment un rôle de soutien. Il va de soi, que, vu le grand nombre et la diversité des espèces cellulaires nutritives, notre description ne saurait être complète.

Quant à la classification de ce grand groupe d'éléments cellulaires, le plus simple sera d'en emprunter le principe à l'embryologie. Nous séparerons tout d'abord deux catégories principales : les *cellules nutritives épithéliales* et les *cellules nutritives mésenchymateuses*. Puis dans la première subdivision, nous distinguerons, toujours d'après leur origine, des cellules *entodermiques*, *ectodermiques* et *mésodermiques*.

1° Cellules nutritives épithéliales.

Article premier. — CELLULES ÉPITHÉLIALES ENTODERMIQUES. LA CELLULE INTESTINALE ET GLANDULAIRE.

I. Cellules du tube intestinal. — L'épithélium entodermique, intestinal ou digestif, est caractérisé sous ces trois dénominations au triple point de vue embryologique, anatomique et histo-physiologique. Il n'est pas besoin de revenir sur la qualification embryologique de cet épithélium. En tant qu'épithélium intestinal, il est défini anatomiquement le revêtement de la surface intérieure du corps, de la cavité intestinale, ainsi que de tous les diverticules de cette cavité. Par le qualificatif de digestif, on entend qu'il sert à la digestion des aliments en donnant lieu à des produits figurés qu'on peut caractériser histologiquement. Il s'en faut d'ailleurs que ces expressions coïncident. Celle d'entodermique est évidemment la plus large, puisqu'elle comprend non seulement le tube intestinal, mais encore ses annexes ; le terme épithéliumintestinal est déjà moins étendu, puisqu'il ne comprend que l'épithélium du tube intestinal ; l'épithélium digestif, si on excepte les glandes annexées au tube intestinal et remplissant un rôle dans la diges-

tion, n'est enfin qu'une partie souvent très restreinte de l'épithélium intestinal, car, chez certains animaux, le véritable intestin digestif est très court par rapport à la longueur totale du canal intestinal.

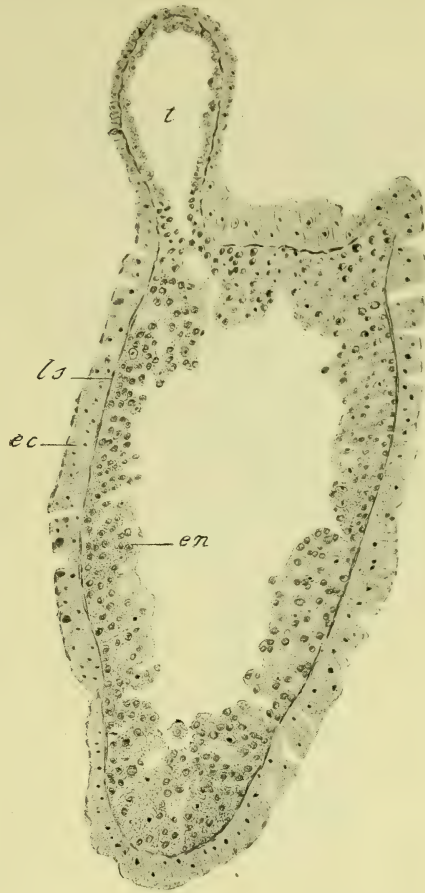
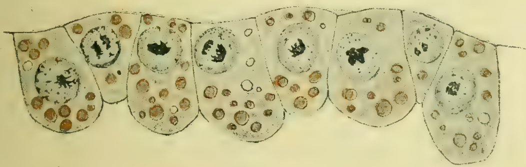


FIG. 423. — *Coupe longitudinale d'une Hydre d'eau douce* (Hydra viridis L.).

ec, ectoderme. — *en*, entoderme. — *ls*, lame de soutien entre les deux feuillets. — *t*, tentacule. × 180.

Dès son apparition chez les organismes les plus inférieurs jusqu'au terme de son évolution chez les représentants les plus élevés de la série animale, et presque depuis son ébauche chez l'embryon jusqu'à son complet développement chez l'adulte, la cellule épithéliale de l'intestin digestif, bref la cellule intestinale ou digestive, se distingue histologiquement par un attribut qui révèle sa fonction : ses cellules contiennent des enclaves qu'elles ont fabriquées elles-mêmes aux dépens de matériaux alimentaires venus du dehors et qui serviront à la nutrition de l'être.

L'entoderme d'un Polype hydraire se compose, comme le montre la coupe figurée ci-contre (fig. 423), de hautes cellules bourrées de grains sécrétés par elles, qui témoignent de la nature glandulaire de ces cellules. Voici d'autre part des cellules intestinales de l'embryon, des cellules entodermiques, chez un embryon de Poulet (fig. 424). Elles sont farcies de boules et de grains de nature diverse, qui forment le vitellus et qui seront consommés par l'embryon en voie d'accroissement. Il en serait de même, à des degrés divers, pour les cellules entodermiques de germes embryonnaires autres que celui du Poulet ; ainsi, même dans l'œuf des Mammi-


FIG. 424. — *Cellules entodermiques d'un embryon de Poulet de vingt-quatre heures après le début de l'incubation.*

Au voisinage du bourrelet entodermo-vitellin. × 500.

fères qui ne renferme pas de vitellus, les cellules entodermiques du germe ébauchent une formation de matériaux vitellins, par une sorte d'aptitude héréditaire à cette fonction (Henneguy).

Voici maintenant des cellules de l'intestin d'animaux adultes, la Blatte, l'Ascaride, le Ver de terre, la Salamandre. Ces cellules se distinguent toutes par leur forme qui, ici comme dans la plupart des épithéliums intestinaux, est allongée perpendiculairement à la surface de l'intestin, cylindrique ou cylindro-conique. La cellule intestinale de la Blatte (fig. 425) offre à sa base ou surface interne un plateau strié, équivalent d'une garniture de cils vibratiles; au-dessous du plateau règne une bande de structure spéciale. Dans la partie superficielle du corps cellulaire, de nombreux grains noirs représentent autant de particules graisseuses que la cellule a formées par un mécanisme qui n'est pas à discuter ici, prenant la matière première dans les aliments contenus dans l'intestin, élaborant ensuite cette matière, en un mot absorbant et sécrétant. Dans l'intestin des Nématodes (fig. 426), les cellules intestinales sont de hauts éléments cylindriques, comprenant plusieurs parties superposées : d'abord un épais plateau strié, formé de cils agglutinés par une matière interstitielle; une bande colorable semée de grains qui représentent les corpuscules basaux des cils agglutinés ; une zone homogène où sont enclavés quelques granules semblables à ceux de la partie suivante ; une partie très considérable, riche en granules de sécrétion ; enfin, la zone basale de la cellule, contenant le noyau et de l'ergastoplasme. Dans l'épithélium intestinal du Ver de terre (fig. 427), on distingue deux sortes d'éléments. Les uns, coniques, très étroits, à noyau allongé, portent à leur base une garniture de cils vibratiles ; leur protoplasma peut contenir des granulations graisseuses (oléine et glycérides d'acides gras) en quantité variable selon l'état de la nutrition (Willem et Minne). Les autres, cylindriques, plus larges, à noyau arrondi ou anguleux, se terminent du côté de la cavité intestinale au niveau d'un petit pore ménagé entre les bases des cellules précédentes ; leur protoplasma est remarquable par l'existence de nombreuses sphérules colorables comprises dans les mailles d'un réticulum. Les premières sont des cellules absorbantes et renferment les



Fig. 425.— *Cellules épithéliales de l'intestin moyen d'une Blatte* (Periplaneta orientalis L.). × 750.

matériaux alimentaires, absorbés puis élaborés par elles. Les autres sont des cellules sécrétantes, à proprement parler glandulaires, car leurs enclaves sphérulaires sont des grains de ferments qui saccharifient l'amidon et digèrent la fibrine. Comme le précédent, l'épithélium intestinal de la Salamandre (fig. 428) offre aussi deux sortes de cellules. Les unes, plus nombreuses, de forme cylindrique, à noyau elliptique, offrent à leur base un plateau strié, vestige d'une garniture ciliée dont les cils seraient soudés ; dans leur protoplasma sont disséminés des boules et des grains, qui représentent les matériaux élémentaires extraits par la cellule du contenu intestinal, absorbés puis chimiquement modifiés, c'est-à-dire en somme sécrétés.

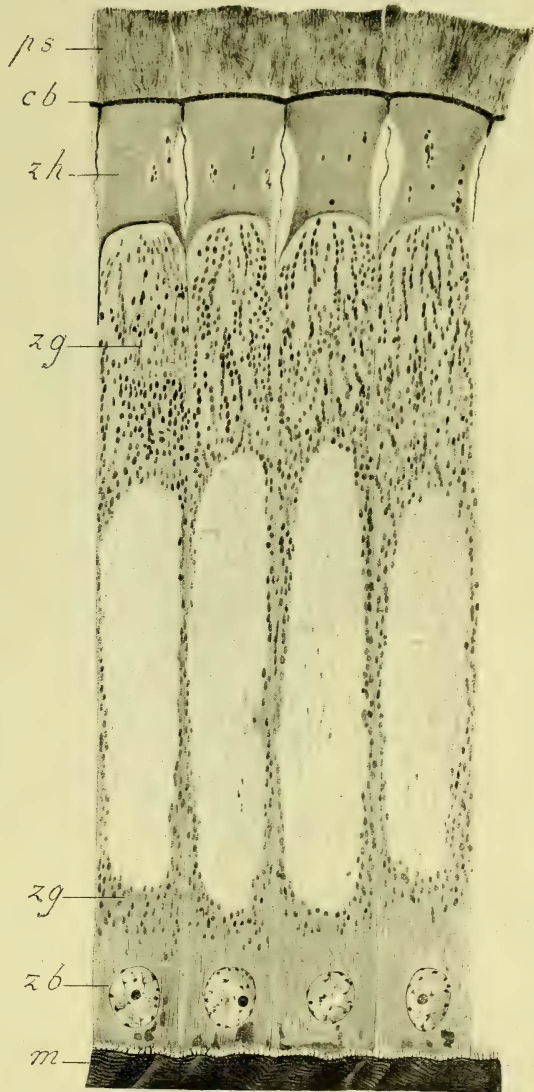


Fig. 426. — *Cellules épithéliales de l'intestin d'un Nématode* (Ascaris megalocephala Cloq.).

ps, plateau strié. — *cb*, corpuscules basaux. — *zh*, zone homogène. — *zg*, zone granuleuse. — *zb*, zone basale. — *m*, membrane qui double la paroi épithéliale. × 500.

Les substances graisseuses sont celles dont l'absorption peut être le plus aisément saisie sur le fait, dans les cellules intestinales des Vertébrés, parce que les graisses neutres se déposent sous forme de gouttelettes qu'on peut colorer en noir par l'acide osmique et rendre ainsi visibles ; il est probable, d'après les recherches de Nicolas, que les graisses traversent la cellule intestinale à l'état de solutions, dédoublées en acides gras et glycérine, et que la cellule intestinale, par un véritable acte sécrétoire, reconstitue synthétiquement les graisses neutres, au niveau de granules qu'on peut considérer comme des espèces de ferments. L'absorption des autres substances alimentaires (sels, albumine, sucre) a été étudiée par de Waele, qui a pu en particulier déceler dans les cellules intestinales le sucre (dextrine) sous la forme

de boules. Les éléments épithéliaux de l'intestin de Salamandre, qui constituent la seconde catégorie, sont plus rares, affectent une forme conique, ont un noyau elliptique, sont effilés du côté de la périphérie en une sorte de pied, se renflent vers la cavité de l'intestin en une sorte de calice, d'où le nom de *cellules caliciformes* qui leur a été donné ; le calice est rempli d'un mucus colorable d'une manière élective sous forme de mottes



FIG. 427. — *Cellules épithéliales de l'intestin d'un Ver de terre* (Allolobophora terrestris SAV.). *cv*, cellules vibratiles. — *cf*, cellules à ferments. × 750.

ou de flocons, qui est le produit sécrété par cette cellule caliciforme ou muqueuse.

Dans ces quatre épithéliums intestinaux, il y a un élément constant ; c'est la cellule absorbante, c'est-à-dire une cellule sécrétante, glandulaire, mais d'une nature spéciale, puisque les matériaux de sécrétion elle les tire non du milieu intérieur, du sang, mais du dehors, du contenu intestinal. Il s'y ajoute, chez le Ver de terre et chez la Salamandre, des cellules sécrétrices, qui remplissent une fonction digestive plus ou moins importante : les cellules à ferments du Ver de terre, les cellules muqueuses de la Salamandre et des autres Vertébrés.

II. **Cellules des glandes annexes du tube intestinal.**— Ce n'est pas dans les cellules épithéliales qui tapissent le tube digestif lui-même, telles que

les cellules intestinales dont nous venons de voir quelques spécimens, que la fonction glandulaire est le plus développée. Elle atteint son maximum de développement et sa plus exacte spécialisation dans les cellules qui font partie des nombreuses glandes annexées au tube digestif, telles que les glandes salivaires, les glandes de l'estomac et de l'intestin, le foie et le pancréas des Vertébrés, l'hépato-pancréas des Arthropodes, le foie des Mollusques, l'appareil pulmonaire des Vertébrés, etc.

La complexité anatomique de ces glandes est plus ou moins grande,



Fig. 428. — *Cellules épithéliales de l'intestin de la Salamandre* (Salamandra maculosa Laur.). *cc*, cellules caliciformes. — *ce*, cellules épithéliales ordinaires. × 750.

comme permet de le voir le schéma (fig. 429) qui a déjà été exposé plus haut. Tandis que les glandes de l'estomac (glandes à pepsine) et de l'intestin (glandes de Lieberkühn), ainsi que les tubes glandulaires de Malpighi, sont des glandes tubuleuses simples, le foie est une glande tubuleuse ramifiée et même composée, et la plupart des glandes salivaires, ainsi que le poumon des Vertébrés sont construits suivant le type alvéolaire ramifié et composé.

Des coupes pratiquées sur la paroi de l'estomac et de l'intestin d'un Vertébré nous donneront d'abord l'idée la plus simple de ce qu'est une glande et une cellule glandulaire du tube digestif.

La figure 430 montre une coupe pratiquée à travers la paroi de l'estomac d'un Saurien, le Gecko. On voit que la surface de l'estomac est tapissée par un épithélium formé de cellules que leur contenu caractérise et qui n'est autre

que du mucus en grumeaux ; les cellules de revêtement de la paroi stomacale sont donc, comme dans les cas précédents, des cellules sécrétées et spécialement des cellules muqueuses. De la surface stomacale part un diverticule tapissé aussi par des cellules épithéliales ; c'est une glande de l'estomac. Ses cellules constitutives se distinguent par la présence de grains plus ou moins gros, colorés ici électivement en rouge, qui se déposent dans des espèces de vacuoles du protoplasma cellulaire et y figurent autant d'enclaves ; ces grains sont ici formés d'une substance appelée « pepsinogène », qui est la substance préparatoire de la pepsine nécessaire à la digestion des aliments azotés.

De même, la coupe d'un intestin de Vertébré supérieur, Lézard ou

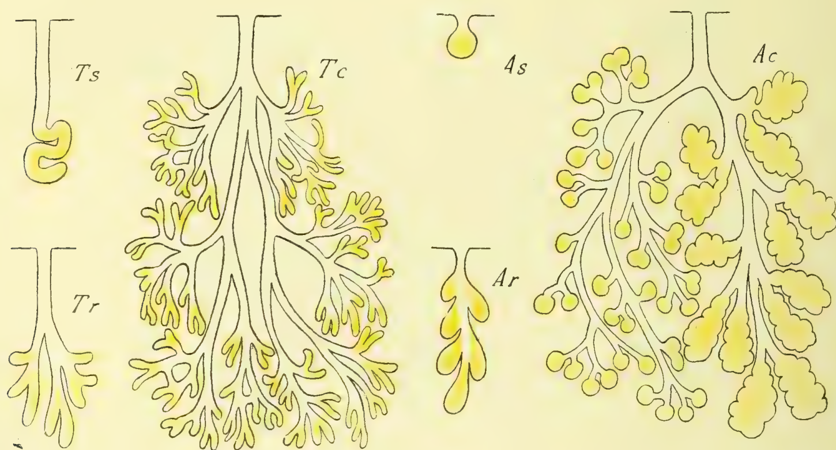


Fig. 429. — *Schéma des principales formes de glandes.*

T*s*, glande tubuleuse simple (glande de Lieberkühn de l'intestin, glande sudoripare). — T*r*, glande tubuleuse ramifiée (glandes pyloriques de l'estomac des Mammifères). — T*c*, glande tubuleuse composée, les branches de la ramification glandulaire étant souvent anastomosées ensemble (certaines glandes salivaires, rein, foie, testicule). — A*s*, glande alvéolaire simple (petites glandes sébacées). — A*r*, glande alvéolaire ramifiée (grosses glandes sébacées). — A*c*, glande alvéolaire composée (glandes salivaires, poumon). En jaune, les parties sécrétrices de ces glandes.

Mammifère, nous montrerait que de la surface intestinale partent des culs-de-sac longs et étroits qu'on appelle les « glandes de Lieberkühn ». Le fond de ces glandes est tapissé par des cellules spéciales, dites « cellules de Paneth », dont les transformations successives ont été étudiées par divers auteurs, tels que Möller, mais dont le produit définitif n'est pas encore très exactement caractérisé.

Pratiquant à présent une coupe à travers une glande salivaire telle que la glande sous-maxillaire de l'Homme (fig. 431), nous retrouverons ici des cellules épithéliales glandulaires groupées radiairement autour d'une lumière centrale en un petit amas creux et arrondi, qui est l'acinus ou alvéole glandulaire. Le protoplasma de ces cellules, dans toute sa portion centrale, est farci de grains colorés électivement, formés d'une substance particulière, le « zymogène », qui est l'état chimique imparfait du produit définitif appelé « diastase salivaire ». La lumière bordée par ces cellules n'est que la mil-

lième partie d'une cavité extraordinairement arborisée, qui à son tour n'est qu'un diverticule de la cavité du tube digestif (fig. 429, *Ac*) ; ainsi cette glande se rattache directement aux autres, dont elle n'est qu'une variété, très compliquée anatomiquement.

Il est vraisemblable que, dans la plupart des glandes, les cellules ont *plusieurs rôles à remplir*, et par conséquent *plusieurs produits à fournir*. On

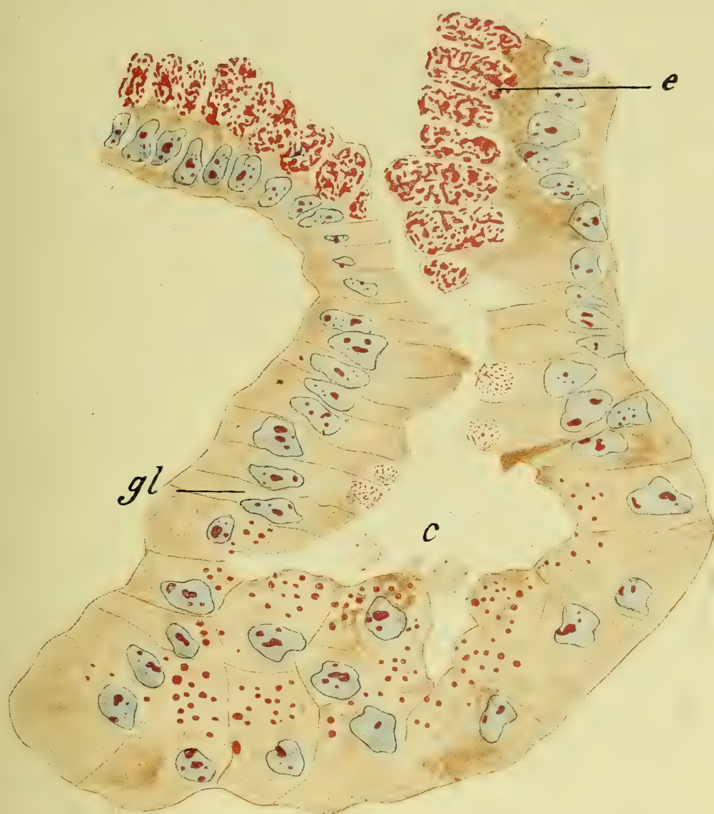


Fig. 430. — *Coupe de l'estomac d'un Gecko* (Tarentola mauritanica L.), *après ingestion d'aliments*. *e*, épithélium de revêtement de la paroi stomacale. — *gl*, épithélium de la glande stomacale. — *c*, cavité glandulaire. × 500.

tend à admettre tout d'abord, en effet, comme nous l'avons dit déjà, que toute glande et toute cellule glandulaire a une double sécrétion et a pour ainsi dire deux faces. D'une part, elle emprunte au sang des matériaux qu'elle sécrète et qu'elle rejette ensuite soit directement au dehors, soit indirectement, par l'intermédiaire de la cavité glandulaire et de canaux excréteurs ; c'est là ce qu'on appelle sa sécrétion externe. D'autre part, elle reçoit du sang des substances qu'elle élabore et qu'elle lui rend en les excrétant dans les vaisseaux nourriciers de l'économie, qui sont ses véritables canaux excréteurs ; c'est ce qu'on nomme sa sécrétion interne. Mais la distinction

de ces deux sortes de sécrétion est plutôt une donnée physiologique qu'un résultat de l'observation histologique ; autrement dit, on ne sépare pas aisément sous le microscope le processus de la sécrétion interne de celui de la sécrétion externe. De plus, quand une cellule glandulaire forme plusieurs produits à la fois, comme nous l'apprend la chimie physiologique, elle ne présente pas, pour ainsi dire, la marque variée, la livrée multicolore de ces divers produits; le microscope du moins est pour le moment incapable de nous la montrer. La cellule du foie des Vertébrés par exemple remplit plusieurs rôles : les uns, qui sont la digestion des graisses, l'élaboration des hydrates de carbone et la production du glycogène, la décomposition des matières albuminoïdes pour la formation de l'urée, sont des sécrétions internes ; l'autre, l'élimination de la bile, est une sécrétion externe.

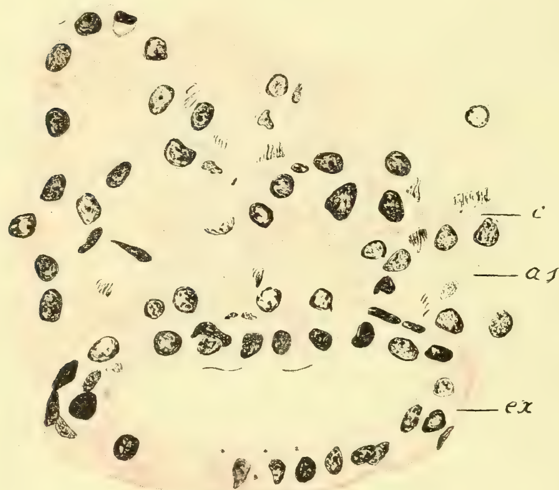


Fig. 431. — *Fragment d'une coupe de glande sous-maxillaire de l'Homme.*

ex, canal excréteur. — *as*, alvéoles sécréteurs, coupés les uns selon le méridien, les autres tangentiellement. — *c*, cloisons conjonctives entre les alvéoles. × 275.

Mais dans une glande à attributions multiples, les diverses fonctions glandulaires ne sont pas toujours cumulées par une seule et même sorte d'élément cellulaire, mais elles sont souvent dévolues séparément à des cellules distinctes. C'est ainsi que dans le foie d'autres animaux que les Vertébrés, notamment les Crustacés et les Mollusques Gastropodes, on trouve côte à côte deux et même trois espèces de cellules, dont nous connaissons les caractères morphologiques et les fonctions par les recherches de Frenzel, Barfurth, Cuénot.

Dans le foie des Gastropodes (fig. 432), en particulier, on distingue les trois espèces cellulaires suivantes : « cellules hépatiques », « cellules excrétrices », « cellules calcaires ». Les cellules hépatiques, de forme cylindrique, renferment de tout petits grains (grains hépatiques) et des grains plus gros, de couleur jaunâtre « entérochlorophylle ». Les cellules excrétrices (« cellules à ferments », « cellules glandulaires » de plusieurs auteurs), sont à l'état mûr des vésicules arrondies, renfermant avec du liquide une grosse boule creuse ou plusieurs sphérules qui sont excrétées dans la lumière glandulaire. Enfin, les cellules calcaires, de forme triangulaire, contiennent des grains de phosphate de calcium.

Parmi les cellules nutritives entodermiques, une place tout à fait à part doit être faite à celles qui tapissent les cavités respiratoires de l'appareil

pulmonaire des Vertébrés. L'épithélium des cavités pulmonaires, l'*épithélium aérien*, *pulmonaire*, *respiratoire* (comme on le nomme indifféremment) est l'agent de la résorption gazeuse, qui constitue l'acte respiratoire, c'est-à-dire de la résorption de l'oxygène d'une part, d'autre part de l'élimination de vapeur d'eau et d'acide carbonique. A l'inverse des épithéliums glandulaires absorbants, destinés à l'absorption des liquides, tels que l'épithélium intestinal, qui sont en général formés de hautes cellules cylindriques, les

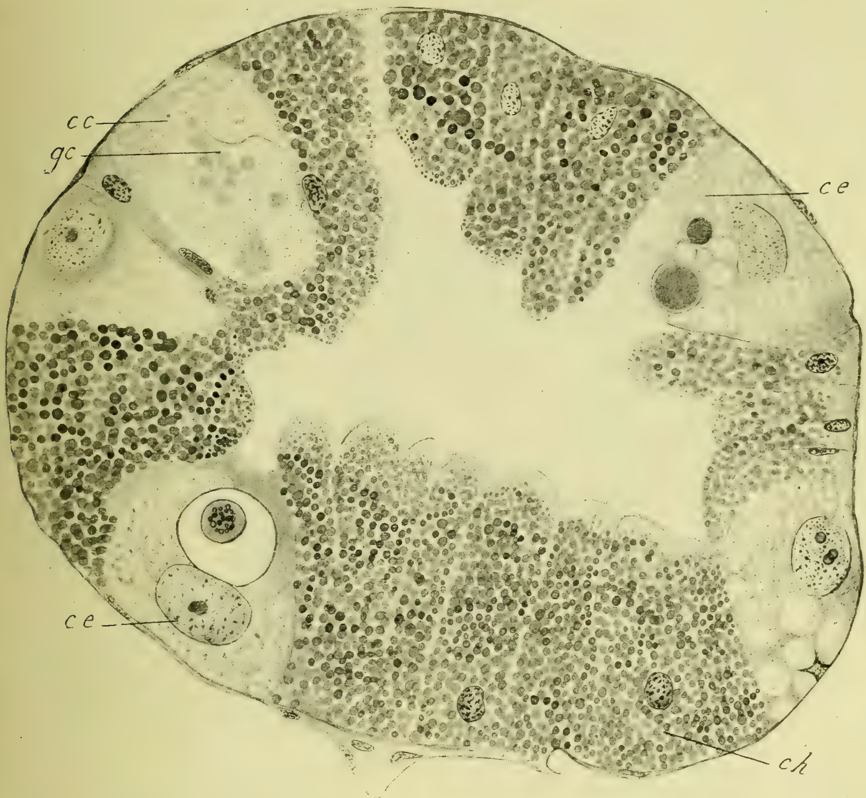


Fig. 432. — *Coupe du foie d'un Mollusque Pulmoné* (Agriolimax agrestis L.) *montrant les diverses sortes de cellules.*

ch, cellules hépatiques. — *ce*, cellules excrétrices. — *cc*, cellules calcaires; *gc*, grains calcaires. × 500.

cellules épithéliales chargées d'une résorption gazeuse, celles de l'épithélium pulmonaire des Vertébrés, comme celles qui tapissent les trachées des Trachéates, sont des éléments très aplatis; les cellules pulmonaires sont simplement formées d'un noyau qu'entoure une petite masse de protoplasma et recouvertes par une plaque très mince et transparente faite d'un plasma spécial et comme desséché en une sorte de vernis protecteur (fig. 433). Le peu d'épaisseur de ces éléments rend leur étude très difficile ; on ne peut se rendre compte de leur forme autrement qu'en les examinant de face, sur des préparations au nitrate d'argent faites pour juger de leurs rapports réciproques; quant à trouver des détails de structure témoignant de leur fonction glandulaire, il n'y faut pas songer.

Article 2. — CELLULES ÉPITHÉLIALES ECTODERMIQUES. LA CELLULE ÉPIDERMIQUE ET SES DÉRIVÉS. L'ÉPIDERME ET LA PEAU.

I. LA CELLULE ÉPIDERMIQUE ET SES PRINCIPALES DIFFÉRENCIATIONS

A. *L'épiderme primitif.* — La surface du corps d'un embryon est recouverte, comme le montre la figure 434, qui représente la coupe d'un embryon de Couleuvre, par une rangée simple ou plutôt double et parfaitement régu-

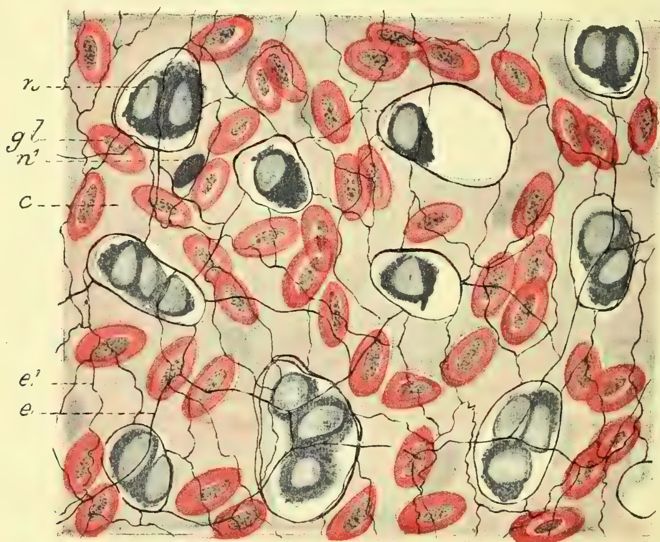


Fig. 433. — *Épithélium pulmonaire de la Grenouille* (Rana temporaria L.).

Vu à plat, après imprégnation au nitrate d'argent. La partie la plus épaisse des cellules épithéliales et le noyau *n* sont situés dans les dépressions formées par les capillaires sanguins *c* tandis que ceux-ci ne sont recouverts que par une plaque cellulaire extrêmement mince, à travers laquelle la résorption et l'élimination gazeuses s'opèrent facilement.— *e*. limites, tracées par le réactif, des cellules de l'épithélium pulmonaire. — *e*¹, limites des cellules épithéliales de la paroi des capillaires. — *n*¹, noyaux de ces cellules. — *gl*, globules sanguins contenus dans ces capillaires. × 250.

lière de cellules serrées les unes contre les autres, formant une assise ininterrompue, sans substance intercellulaire et presque sans méats intercellulaires. Ce sont là les traits caractéristiques d'un épithélium. De même, à la surface d'un animal adulte, on peut retrouver une simple assise de cellules disposées à la façon d'un épithélium recouvrant la totalité du corps.

Cet épithélium superficiel qui entoure l'organisme n'est autre que l'*ectoderme*, le *feuillet externe embryonnaire*, ou plutôt ce qui en reste après le départ du système nerveux, qui, comme on l'a vu, est d'origine ectodermique. A cet épithélium d'origine ectodermique on donne le nom d'*épiderme*, souvent remplacé pour les Invertébrés par le terme très impropre d'« hypoderme ».

C'est l'épiderme, qui joint à un *derme* plus ou moins développé, qui lui est sous-jacent, formera plus tard le revêtement cutané du corps, le tégument externe, la *peau*.

B. *L'épiderme chitinisé.* — En vue de son rôle de revêtement et de protection, l'épiderme présente des différenciations très variées.

Le procédé le plus simple employé pour protéger d'une manière plus efficace la surface du corps, est la *cuticularisation* ou *chitinisation* des cellules épidermiques. A cet effet, les cellules de l'épiderme se transforment partiellement ou totalement en une matière albuminoïde particulièrement résistante, inattaquable par les agents extérieurs et peu pénétrable, que nous connaissons déjà ; c'est la *chitine*. La transformation est partielle ou totale, et dans le cas où elle n'est que partielle, elle frappe une portion plus ou moins importante de la cellule. La formation de chitine est caractéristique des cellules ectodermiques et ne peut être due qu'à elles, que celles-ci fassent partie ou non de l'épiderme ; ainsi MINGAZZINI a montré que dans l'intestin des Insectes Lamellicornes on pouvait toujours distinguer ce qui est stomadaeum et proctodaeum (c'est-à-dire l'intestin buccal et l'intestin rectal, tous deux d'origine ectodermique) du mésentéron ou intestin moyen (qui est seul entodermique), rien qu'à la présence de la chitine dans les parties ectodermiques.



FIG. 434. — *Épiderme d'un embryon de Couleuvre* (Tropidonotus natrix GESN.).

On y voit deux rangées de cellules : l'une à éléments aplatis (« télo-derme » de MEHNERT), l'autre à éléments cylindriques « épiderme proprement dit ». ×500.

La cuticule est toujours formée par un grand nombre de filaments, les « fibrilles cuticulaires », qui se sont soudés en une masse souvent homogène, parfois aussi striée dans le sens tangentiel, et dont la striation est alors l'expression de la constitution fibrillaire de la membrane.

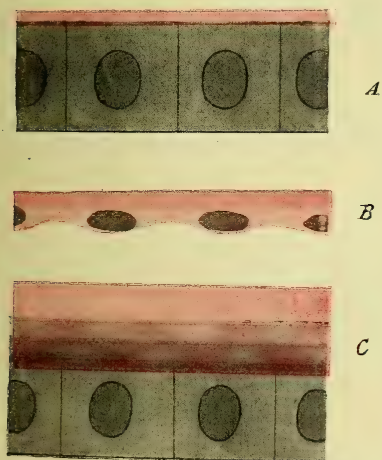


FIG. 435.— *Figures schématiques montrant les divers modes de formation de la cuticule.*

A, transformation chitineuse de la membrane.— B, transformation chitineuse de la cellule. — C, sécrétion de la membrane.

Le cas le plus simple de la chitinisation épidermique est celui où c'est la membrane seule, tapissant la face externe de la cellule, qui se chitinise ; on peut désigner ce cas comme « transformation chitineuse de la membrane ».

Les membranes cuticulaires formées par toutes les cellules de l'épiderme se fusionnent par leurs bords en une membrane continue, la *cuticule*, qui recouvre d'une pellicule mince mais solide la surface entière du corps. Mais les cellules épidermiques elles-mêmes demeu-

rent entières et parfaitement individualisées, formant un revêtement cellulaire qu'on a nommé « matrice de la cuticule », « couche sous-cuticulaire » et aussi, mais très improprement « hypoderme » (fig. 435, A).

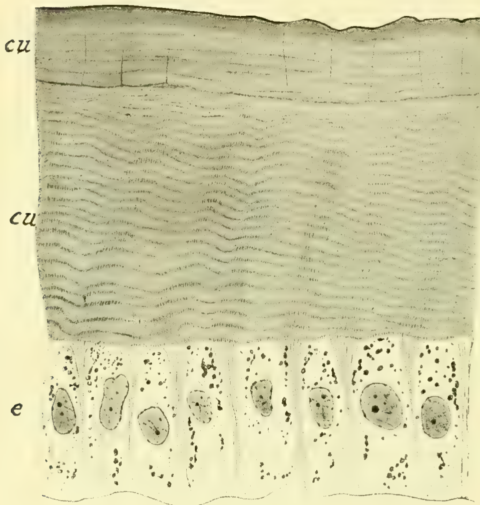


Fig. 436. — *Tégument d'un Crabe* (Xantho floridus Mont.).

cu, *cu*, les deux couches principales de la cuticule. — *e*, cellules ectodermiques ou matrice de la cuticule (hypoderme des auteurs). Dans la couche cuticulaire profonde, on reconnaît la part prise par chaque cellule de la matrice; car cette couche se décompose en colonnes verticales prolongeant les cellules ectodermiques. D'après une préparation de L. Cuénot).

Cette disposition, prise comme point de départ, peut conduire à deux autres états.

Il peut arriver, en effet d'une part, que la chitinisation, au lieu de rester limitée à la face externe de la cellule et de n'affecter que la membrane cellulaire superficielle, envahisse la totalité du corps cellulaire, qui disparaît plus ou moins complètement en tant qu'élément vivant, si bien que le revêtement du corps n'est plus exclusivement formé que par la cuticule (fig. 435, B). On peut parler dans ce cas de « transformation chitineuse de la cellule ». C'est du moins là l'une des nombreuses interprétations que l'on a données du cas des Vers plats, où le tégument est réduit, chez les formes adultes du moins, à une simple

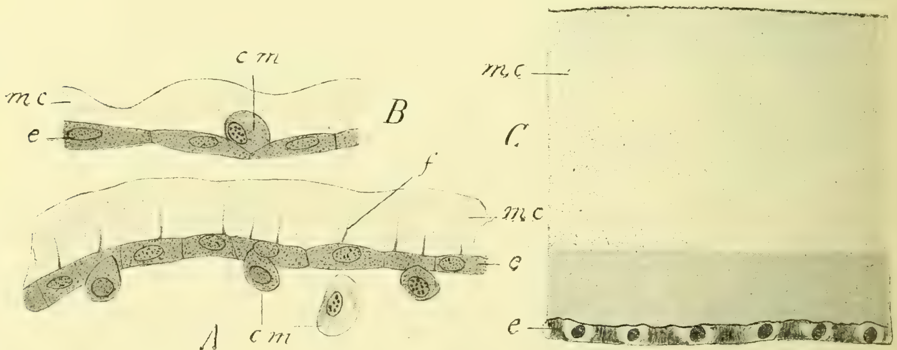


Fig. 437. — *Tégument d'un Tunicier avec manteau cellulosique.*

A et B, stades jeunes chez *Salpa democratica* Forsk. — C, individu presque adulte de *Salpa zonaria*, Pall. — *e*, épiderme. — *mc*. manteau cellulosique. — *cm*, cellules mésenchymateuses sous-jacentes à l'épiderme et plus tard le pénétrant et s'enfonçant même dans la couche cellulosique. — *f*, filaments de sécrétion émis par les cellules épidermiques. — A et B d'après Seeliger, A un peu modifié × 500.

cuticule, au-dessous de laquelle il est impossible de trouver les cellules épidermiques constituant la matrice qui l'a formée.

D'autre part, la formation chitineuse, au lieu de se borner à la membrane externe de la cellule, ou bien d'intéresser le corps cellulaire tout entier, se fait en dehors et à la surface libre de la cellule, comme s'il y avait dépôt de couches successives de chitine, par une sorte de « sécrétion de la cellule » qui demeure dans toute son intégrité au-dessous de l'étui chitineux (fig. 435, C). Dans ce cas, l'enveloppe chitineuse acquiert une grande épaisseur, en même temps qu'une structure très compliquée, qui peut être différente pour les couches successives du dépôt chitineux. Ainsi se forment les *cuirasses* ou *carapaces* des Arthropodes, les *coquilles* des Mollusques. La cuirasse des Arthropodes, plus ou moins calcifiée, dont la figure 436 donne une idée, se compose de couches superposées, de composition chimique et de structure différentes. La coquille du manteau des Mollusques offre cette complication de plus, qu'elle est une chitine très fortement calcifiée ; elle se compose essentiellement de l'« ostracum », formé lui-même de deux couches : l'une extérieure, colorée et décomposable en prismes, l'autre intérieure, feuilletée, qui est la « nacre ». La chute périodique de ces enveloppes tégumentaires cuticulaires est le phénomène de la *mue*, si généralement répandu.

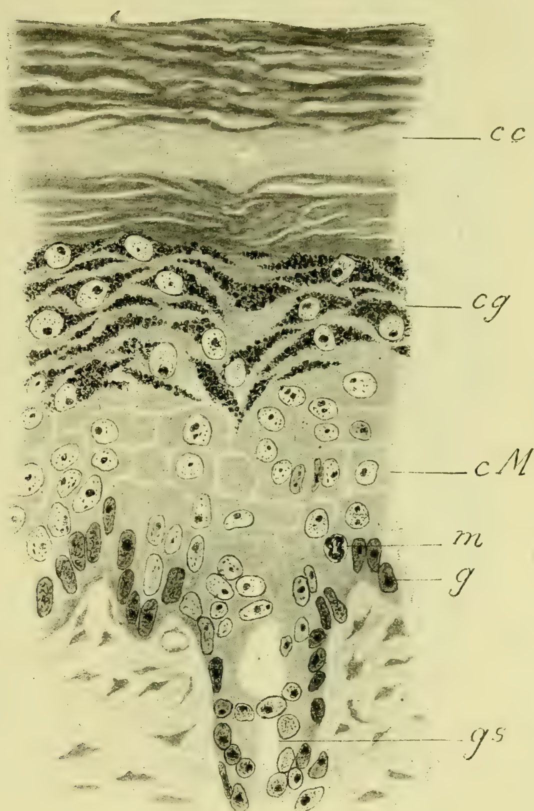


Fig. 438. — *Coupe de la peau de la pulpe des doigts chez un Chat nouveau-né*, montrant les trois grandes étapes du processus de kératinisation et les trois principales couches de la peau.

cM, couche muqueuse de Malpighi avec *g*, l'assise profonde ou génératrice montrant une cellule *m* en voie de division. — *cg*, couche granuleuse (*stratum granulosum*). — *cc*, couche cornée (*stratum corneum*). — *gs*, canal d'une glande sudoripare. × 300.

Chez les Tuniciers, l'activité productrice des cellules épidermiques suit une autre direction et aboutit, au lieu d'un étui chitineux, au dépôt d'une épaisse *gaine cellulosique*. La coupe du manteau de ces animaux offre successivement de dehors en dedans : une tunique cellulosique, la couche des cellules épidermiques, le derme (fig. 437). Dans la tunique cellulosique se trouvent enfouies de nombreuses cellules comparables à des cellules cartilagineuses ou à de petites cellules mésenchymateuses, considérées généralement comme des éléments migrateurs, qui ont pénétré secondairement dans la

couche cellulosique (Kowalewsky, Seeliger), bien plutôt que comme les cellules génératrices de la cellulose (fig. 437, A et B). La véritable matrice de la couche cellulosique serait l'assise épidermique, dont les cellules, d'après certains auteurs (Della Valle, Maurice, etc.) envoient des prolongements filamenteux qui s'enfoncent dans la tunique cellulosique et servent vraisemblablement à sa sécrétion.

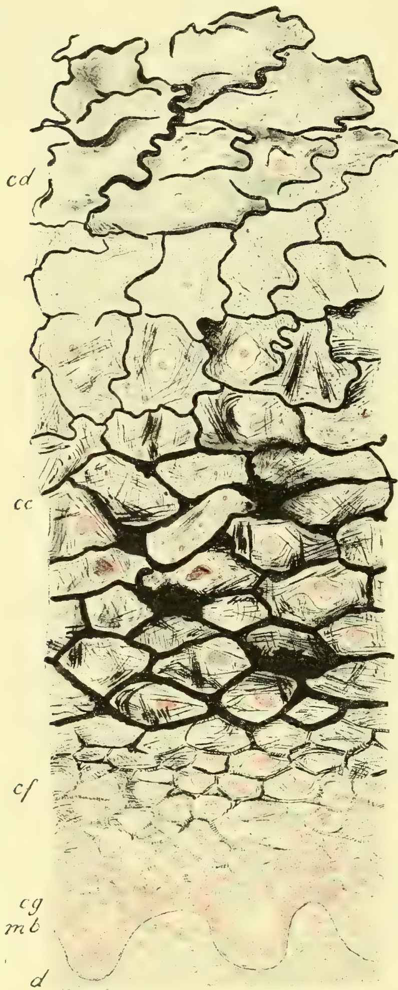


Fig. 439. — *Ponts intercellulaires et fibres unitives, fibres protoplasmiques dans l'épiderme du sabot d'un embryon de Veau de* 35 *centimètres.*

d, derme. — *mb*, membrane basale. — *cg*, couche germinative de cellules cylindriques. — *cf*, couche filamenteuse (*stratum filamentosum*). — *cc*, couche cornée (*stratum corneum*) avec différentes assises dont les cellules contiennent des fibres protoplasmiques ; dégénérescence du noyau dans les assises les plus superficielles. — *cd*, couche disjointe (*stratum disjunctum*). La figure est demi-schématique en ce que dans chaque couche le nombre des assises cellulaires a été réduit. × 370. Préparation de v. der Stricht.

C. *L'épiderme stratifié et corné.* — Chez les Vertébrés, le même résultat, la protection du corps, est atteint d'une autre façon. On voit ici l'épiderme multiplier ses assises et devenir *stratifié* (fig. 438). Les cellules des assises les plus superficielles dégénèrent par un phénomène de « nécrose », comparable à celui des cas pathologiques et parfaitement physiologiques néanmoins. Tandis que le noyau cesse d'être colorable par les réactifs, puis disparaît, le protoplasma subit une profonde transformation chimique aboutissant à la formation d'une substance spéciale, la *kératine* ou *corne*, voisine des matières albuminoïdes et donnant les produits de décomposition habituels, plus de la « cystine » et de la « cystéïne », qui renferment le soufre fort abondant dans la kératine (5 p. 100). La kératine présente une résistance particulière aux agents chimiques : insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, les acides, elle se dissout lentement dans les alcalis, surtout à chaud. Mais l'eau ne l'attaque que sous pression, vers 180°-200°, en la décomposant avec formation d'hydrogène sulfuré et d'albumoses spéciales (kératinoses). La remarquable stabilité de la kératine explique son rôle de protection, et peu de substances seraient d'aussi bonnes enveloppes que la peau humaine. Les cellules dégénérées forment la *couche cornée*, la plus superficielle de tout l'épiderme. Réduites à l'état de lamelles cornées, elles se détachent

peu à peu par écailles (desquamation), ou bien tombent en masse et d'un coup en grands lambeaux (mue). Les phénomènes intimes de la transformation cornée des cellules épidermiques ne sont pas encore parfaitement connus, malgré de nombreuses recherches, celles notamment de Waldeyer, Ranvier, Unna, Weidenreich, etc.

Le processus de kératinisation s'accomplit en trois étapes principales qui forment autant de couches fondamentales de l'épiderme. Dans la couche la plus profonde, dite « couche muqueuse de Malpighi », les cellules, unies entre elles par des ponts intercellulaires et constituées par une charpente de « fibrilles protoplasmiques » (fig. 439), sont encore molles et sans enclaves. Dans une couche supérieure (*stratum granulosum*), elles perdent les ponts qui les reliaient et se chargent de grains formés d'une substance spéciale, l' « éléidine » ou « kératohyaline », très colorable par les réactifs, qu'on a fait provenir soit du noyau, soit du protoplasma, soit des deux à la fois, et que quelques auteurs ont vue se déposer entre les deux fibrilles protoplasmiques qui forment la charpente du corps cellulaire.



Fig. 440. — *Portion du tégument du pied d'un Mollusque* (Agriolimax agrestis L.) *pour les cellules muqueuses.*

Coloration spécifique du mucus par la thionine en bleu violacé; les noyaux *n* des cellules muqueuses en bleu clair. — *cm*, cellules muqueuses très grosses remplies par le mucus, le noyau et le corps cellulaire refoulés dans la partie profonde de la cellule. — *ce*, cellules épithéliales non muqueuses. × 370.

La couche superficielle (*stratum corneum*, « couche cornée ») est formée par des cellules cornées où la kératinisation est complète ; ce sont des éléments fortement aplatis, des écailles sèches, qui se gonflent dans les acides et les alcalis, qui à la place du noyau n'offrent plus qu'une cavité nucléaire vide ; la kératinisation porte uniquement sur la portion périphérique de la cellule, dont les fibrilles sont serrées les unes contre les autres en une espèce de membrane (Unna), tandis que l'intérieur de la cellule est parcouru par un réseau fibrillaire dont les mailles sont remplies d'une substance homogène. Ces cellules écailleuses ayant perdu tout lien les unissant, la couche cornée s'exfolie incessamment et se détruit à sa surface. Pendant que se passent ces transformations qui mènent à la kératinisation complète et à la perte des cellules les plus superficielles, l'assise la plus profonde de l'épiderme, appelée « couche génératrice ou germinative », parce que ses éléments y sont en voie de mul-

tiplication active, formait de nouvelles cellules qui, poussées de la profondeur vers la surface, prendront tour à tour rang dans les assises successives de l'épiderme, y subissant successivement les transformations qui caractérisent chacune de ces couches, et finalement remplaceront comme cellules cornées celles qui ont été éliminées. La stratification de l'épiderme est donc due à la superposition de plusieurs étapes cellulaires de la dégénérescence cornée.

D. *L'épiderme muqueux.* — L'épiderme garantit encore d'une façon très parfaite la surface du corps contre les injures extérieures par un autre moyen que ceux que nous venons de voir et au prix d'une autre différenciation de ses cellules. On voit alors quelques-unes ou même la totalité de ses cellules se garnir de produits qui forment une défense extérieure de l'organisme.

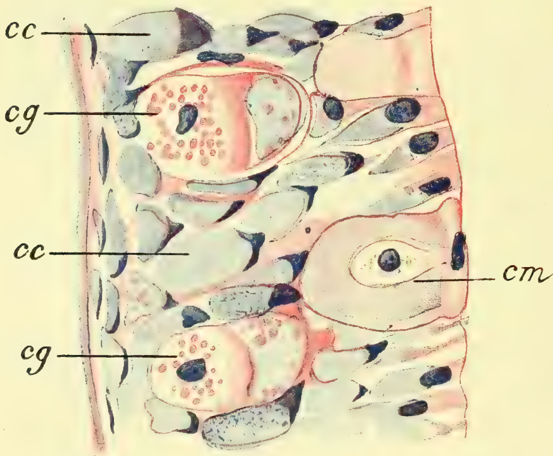


Fig. 441. — *Section du tégument de la queue d'une larve de* Petromyzon Planeri Bl. *pour les cellules muqueuses.*

cc, cellules caliciformes ou muqueuses. — *cg*, cellules granuleuses (*Kornerzellen*). — *cm*, cellules en massue (*Kolbenzellen*). × 250.

Ces produits, les cellules épidermiques les fabriquent le plus habituellement elles-mêmes. Telles sont, en première ligne, des *cellules muqueuses*, analogues à celles que nous connaissons déjà dans l'épithélium intestinal ; on les trouve répandues à la surface du corps des Némertiens, des Hirudinées, des Lombricides, des Mollusques, des Poissons et Amphibiens, etc. Le *mucus* qu'elles forment s'étend sur le tégument en un enduit protecteur, telle la bave de Limace ; la protection peut aller jusqu'à la construction d'un tube que fabriquent ces cellules à produits visqueux (Némertiens). La différenciation mucipare d'un certain nombre de cellules épidermiques s'observe aussi bien dans le cas d'épidermes à une couche simple de cellules que dans celui des épidermes stratifiés, ainsi que le montrent ces deux coupes (fig. 440 et 441), l'une de la peau de la Limace (fig. 440), l'autre de celle d'une Lamproie (fig. 441).

La différenciation des cellules épidermiques ou cellules muqueuses a été découverte par Leydig ; aussi ces cellules ont-elles reçu, celles au moins de la peau des Amphibiens, le nom de « cellules de Leydig ». Parmi les questions qui se posent à leur sujet, et pour toutes les cellules muqueuses en général, les plus intéressantes sont celle de la spécificité de ces cellules et celle du mode de formation du mucus, l'une et l'autre du reste encore controversées. Les cellules muqueuses sont-elles des éléments d'une espèce distincte, fatalement destinés dès le début à la production du mucus, ou

bien sont-ce des éléments quelconques affectés d'une sorte de dégénérescence muqueuse ? La première solution est la plus acceptable ; car elle s'accorde mieux avec l'idée qu'on doit se faire du mode de formation du mucus. La cellule muqueuse, en effet, dans la production du mucus, paraît se comporter activement comme un véritable élément glandulaire : c'est une glande unicellulaire. Quand on suit les transformations de la cellule en voie d'élaboration mucipare, on voit d'abord, dans un premier stade, se former sur les travées de la charpente cytoplasmique de petits grains colorables qui représentent un protoplasma spécial, un ergastoplasma, si l'on veut. Ces grains grossissent, en changeant de caractères chimiques, et deviennent libres dans les mailles du cytoplasme ; ils forment alors une sorte de « mucigène », c'est-à-dire de substance préparatoire du mucus. Finalement on obtient, sans doute par hydratation et gonflement de ce mucigène, une masse muqueuse, qui, par les réactifs, se précipite sous forme de mottes ou de flocons, qui traversent les filaments de la charpente cytoplasmique. La cellule, remplie et distendue par le produit de sécrétion, prend la forme d'un globule ou d'un calice ; de là le nom de « cellule caliciforme » qu'on lui donne souvent. Lors de l'excrétion cellulaire, le mucus sort du calice ouvert, déborde de toutes parts en formant une sorte de champignon et s'étale en un enduit protecteur à la surface de l'épithélium qui l'a formé.

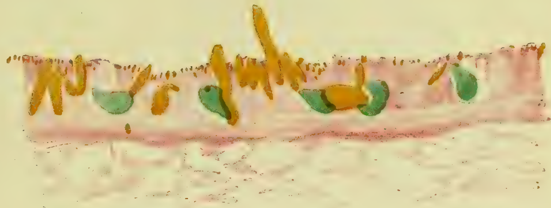


Fig. 442. — *Tégument d'une Planaire* (Dendrocœlum lacteum Œrst). (*avec rhabdites*).
Les rhabdites sont colorés en orangé. × 500.

Ce mucus est constitué essentiellement par des *mucines* vraies, qui sont des glucoprotéides, c'est-à-dire des combinaisons d'albumines ou de globulines avec des molécules de sucres ou d'amidosucres qu'il est très facile d'en séparer par la simple hydrolyse à l'aide des acides étendus et chauds : le produit montre alors les réactions habituelles des sucres réducteurs (glucose, glucosamine, galactose, galactosamine), que contenait la mucine. Il importe de distinguer soigneusement des mucines certaines nucléoalbumines autrefois confondues avec elles : fausses mucines qui, par leur caractère chimique de protéides phosphorées, se distinguent des mucines autant que par leur rôle cytologique de constituants nucléaires ou protoplasmiques spéciaux. Seuls les caractères de solubilité les rapprochent : les mucines sont en effet insolubles dans l'eau et les milieux acides même très faibles, mais solubles dans les alcalis et les terres alcalines avec un caractère visqueux que chacun connaît : les enduits muqueux sont généralement des solutions sodiques ou calciques de ces glucoprotéides.

Si, le plus habituellement, le produit protecteur de l'organisme est fourni par des cellules, telles que les cellules muqueuses, situées dans l'épiderme même, d'autres fois et bien plus rarement, les cellules épidermiques reçoivent d'autres éléments plus profondément situés les protections défensives dont elles se munissent. On peut citer ici le cas des cellules de l'épiderme des Turbellariés et des Némertiens. Les rhabdites, que nous

connaissons déjà, ces corps particuliers de forme cristalloïde, sont produits par des cellules profondes, les « cellules à rhabdites » ; ils pénètrent dans les cellules épidermiques, puis en sortent, hérissant d'autant de corps défensifs la surface du tégument (fig. 442).

II. LES DÉRIVÉS DES CELLULES ÉPIDERMIQUES

L'activité productrice des cellules épidermiques, en vue de la protection de l'organisme, ne se borne pas aux différentes formations que nous venons d'envisager. Dans les divers cas qui ont été passés en revue, les cellules à produits protecteurs et défensifs demeuraient à la surface du corps, juxtaposés en une membrane épithéliale, l'épiderme. Il n'est guère cependant d'animaux quelque peu élevés en organisation, chez lesquels certaines cellules de l'ectoderme formées pendant la période embryonnaire ne quittent le feuillet épidermique, soit pour s'élever à sa surface et faire saillie au-dessus de lui en un appendice externe, soit pour s'enfoncer au-dessous de lui dans l'épaisseur du corps en un appendice profond. Il y a donc, d'après cela, des *annexes de la peau* et spécialement de l'épiderme, et ces annexes sont de deux ordres. Les unes, saillantes au dehors et visibles de l'extérieur, portent pour cette raison le nom de *phanères* ; tels sont les poils, plumes, écailles. Les autres, enfoncées dans l'épaisseur du derme, ou même plus profondément, sont des organes glandulaires, les *glandes cutanées*. Quelle que soit du reste la situation définitive de ces annexes, elles naissent le plus habituellement comme un petit bourgeon pluricellulaire de l'épiderme qui pousse d'abord du côté de l'intérieur, et qui seulement ensuite, suivant qu'il s'agira de former une glande cutanée ou une phanère, continuera à s'accroître pro-

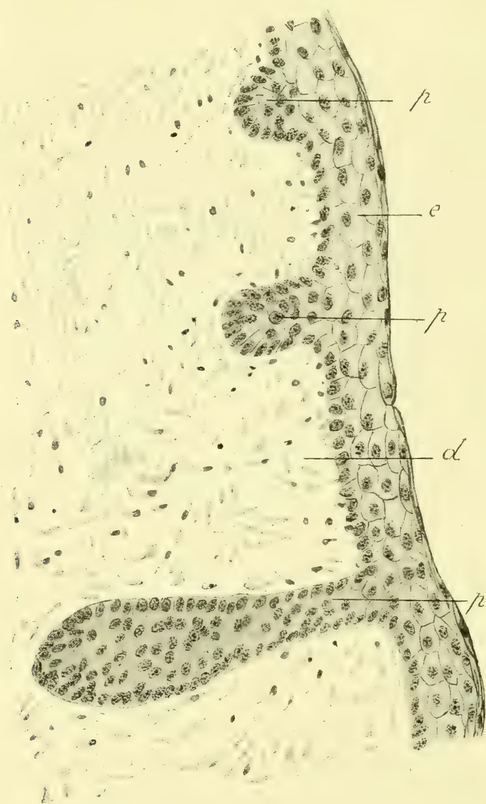


FIG. 443. — *Développement des ébauches des poils (phanères) dans la paupière d'un embryon humain de 3 mois.*

e, épiderme. — *d*, derme. — *p*, *p*, *p*, trois ébauches pileuses très jeunes à divers degrés de développement. × 250.

fondément ou bien s'élèvera vers la surface de l'épiderme, fera éruption et paraîtra au dehors (fig. 443).

A. **Phanères.** — Les appendices désignés par le terme générique de phanères sont de formes extrêmement diverses, et les principales d'entre ces formes de phanères, les poils, les dents cornées, les écailles, les plumes, sont souvent caractéristiques de grands groupes de la série animale. Toutes ces formations ont pour caractère commun que leurs cellules constitutives, d'abord essentiellement semblables aux cellules épidermiques qui les ont produites, subissent ensuite une transformation cuticulaire ou cornée parfois si prononcée qu'elles en sont devenues méconnaissables et qu'il faut souvent des procédés histologiques spéciaux pour mettre en évidence leur nature cellulaire vraie.

α) *Phanères unicellulaires.* — Les phanères sont uni ou pluricellulaires, doivent leur origine à une cellule ou sont formées par le concours de plusieurs.

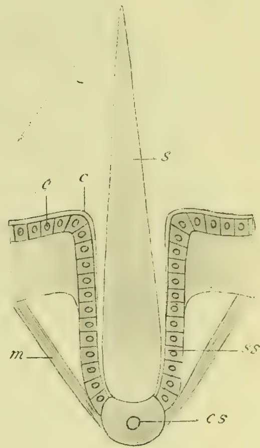


Fig. 444. — *Schéma d'une soie et d'un sac sétigère d'Annélide.*

s, soie. — *cs*, cellule productrice de la soie. — *e*, épithélium épidermique. — *c*, cuticule. — *ss*, sac sétigère. — *m*, muscles. Emprunté à Boas.

Les poils les plus simples sont unicellulaires, dus à une cellule dont la partie superficielle s'est allongée beaucoup en une soie et s'est modifiée chimiquement (fig. 444). Ainsi naissent, par exemple, d'après Leydig, E. Perrier, Vejdovsky, Bergh, Michel et tant d'autres, les soies des Nephthys, des Lombricides et des autres Annélides Chétopodes. Les crochets, qui garnissent l'extrémité céphalique ou caudale de beaucoup de parasites et leur servent à se fixer, sont très souvent aussi unicellulaires; ainsi, ceux de la trompe des Echinorhynques dérivent, d'après Leuckart, de la transformation chitineuse d'une seule cellule que revêt la cuticule du corps. Dans les mêmes groupes des phanères unicellulaires, on doit ranger les écailles des ailes des Insectes, notamment des Papillons. Les recherches de C. Schaffer, A.-G. Mayer, M. von Linden ont montré que ces écailles, auxquelles les ailes des Papillons doivent leur coloration, dérivent de cellules épidermiques qui se sont évaginées en un prolongement plat, saillant au-dessus de la surface de l'aile ; ce prolongement se chitinise et devient creux; c'est l'écaille même. D'abord plein d'air, il est alors blanc et opaque (stade blanc) et reste ainsi indéfiniment si l'aile ou la région de l'aile doit être blanche ; sinon il se remplit de sang et passe par un stade ocracé où l'écaille est de couleur jaunâtre; c'est seulement après avoir franchi ces deux stades obligatoires que les écailles prennent les teintes variées définitives, qui sont dues soit à des pigments colorants, sont à des jeux de lumière. Les dents cornées des têtards de Batraciens sont aussi des phanères unicellulaires, de nature cornée. Sur une coupe intéressant le bourrelet qui forme la région dentaire de la mâchoire inférieure d'un jeune têtard (fig. 445), on voit, dans l'épaisseur et dans l'axe de ce bourrelet, une rangée verticale

de 8-10 éléments superposés, bien distincts des cellules épidermiques qui les entourent par leur aspect clair, dû à une transformation cornée, qui est d'autant plus complète que ces éléments sont plus superficiels. Ce sont là autant de stades de l'évolution de la cellule épidermique en une dent cornée, qui surmonte la série et qui a fait pour ainsi dire éruption à la surface de l'épiderme, où elle est ensuite exfoliée et remplacée par une dent nouvelle.

β) *Phanères pluricellulaires.* — Les phanères pluricellulaires sont plus

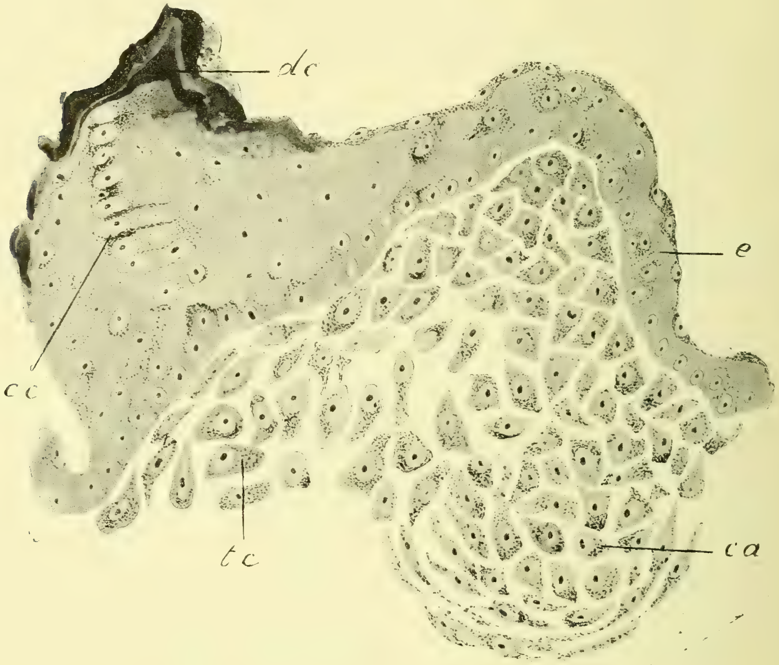


Fig. 445. — *Coupe du bourrelet labial qui forme la région dentaire du maxillaire inférieur chez un têtard de Grenouille* (Rana temporaria L.) *de 1 centimètre de long, montrant la formation des dents cornées.*

D'après une coupe sagittale de la tête. — *e*, épiderme. — *cc*, cellules cornées disposées en file verticale. — *dc*, deux dents cornées se recouvrant l'une l'autre; l'une en voie d'exfoliation, l'autre de formation plus récente. — *tc*, tissu conjonctif. — *ca*, cartilage. × 500.

répandues encore que celles qui sont unicellulaires ; telles sont les mâchoires cuticulaires et la radula des Mollusques, les dents cornées des Cyclostomes, les écailles épidermiques des Reptiles, les poils des Mammifères et les plumes des Oiseaux, les ongles, et même, si l'on veut, les dents ordinaires.

La *radula* des Mollusques est caractéristique de ce groupe. C'est une sorte de râpe composée de dents chitineuses, disposées par rangées transversales, et formant un long ruban chitineux. Le ruban radulaire sort d'une poche profonde en forme de cæcum, qui lui sert de gaine et dans le fond duquel il est sécrété (fig. 446). Les dents de la radula doivent leur origine à quelques cellules seulement, celles du fond de la gaine, tandis que les autres produisent la membrane basale qui soutient les dents (fig. 447).

Les dents cornées des Cyclostomes sont, d'après les recherches de Behrends et de Jacoby, de pures formations épithéliales, différant des dents ordinaires par l'absence d'ivoire et même d'émail.

On peut mettre dans un même groupe toutes les phanères qui nous restent à examiner : les écailles cornées, les poils des Mammifères et les plumes des Oiseaux, les ongles et même les dents ordinaires. Car toutes ces formations épidermiques naissent pareillement d'un bourgeon de l'épiderme qui s'enfonce profondément et dont les cellules produisent ensuite, par sécrétion ou par transformation, des éléments cornés de nature d'ailleurs variable (fig. 448). Avant de subir la transformation cornée, les cellules s'infiltrent de produits préparatoires, analogues ou identiques à ceux qui précèdent la transformation cornée dans les cellules de l'épiderme lui-même : telles la « kératohyaline » pour les cellules du poil, la « substance onychogène » pour celles de l'ongle. Après avoir subi cette infiltration, les cellules, qui ont comme celles de l'épiderme une structure nettement fibrillaire, deviennent cornées, écailleuses, perdant toute apparence cellulaire, en même temps qu'elles se colorent fréquemment par du pigment.

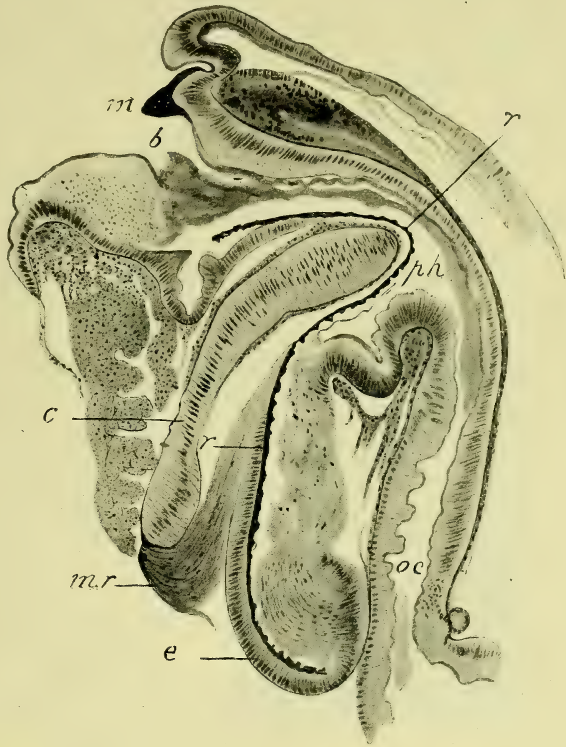


Fig. 446. — *Coupe sagittale du bulbe buccal d'*Agriolimax agrestis L. *avec la radula.*

b, orifice buccal. — *ph*, pharynx. — *œ*, œsophage. — *m*, mandibule corné surmontant la lèvre supérieure et sécrété par les cellules épithéliales de la lèvre. — *r*, radula formée de nombreuses dents, implantée par son extrémité profonde dans la gaine épithéliale d'où elle tire son origine, puis se recourbant par-dessus son cartilage de soutien et se terminant librement en avant. — *c*, « cartilage » de soutien de la radula. — *e*, épithélium de la gaine de la radula, formant la matrice de cette râpe chitineuse. — *mr*, muscle rétracteur de la radula. × 125.

On a pu comparer les dents ordinaires aux formations cornées, telles que les poils et les autres. On sait en effet qu'une dent est essentiellement formée d'émail et d'ivoire.

L'ivoire, qui ne nous intéresse pas spécialement ici et que nous retrouverons plus tard (livre VIII), se produit à la surface d'une « papille dentaire » ou « papille de l'ivoire », de nature conjonctive, comparable à la papille du poil

(fig. 449, A, *pd*). Quant à l'émail, il est formé par un bourgeon épithélial, le « bourgeon » ou » organe de l'émail » (*e*), qui s'enfonce profondément et coiffe d'une sorte de cupule la papille de l'ivoire. Les cellules hautes, cylindriques, qui constituent le feuillet le plus interne de l'organe de l'émail (fig. 449, A et B) (fig. 450, *e*), après s'être remplies de grains qui rappellent les grains de kératohyaline du poil, produisent à leur surface profonde (en *m*) une couche d'une substance spéciale dure et bientôt calcifiée, qui est l'*émail* (fig. 450), soit qu'à cet effet la cellule transforme en émail sa propre substance, soit qu'elle sécrète et dépose cet émail à sa surface. Chaque cellule forme ainsi une colonne d'émail, de plus en plus haute, qu'on appelle *prisme de l'émail*. Au bout d'un certain temps, l'épithélium qui a formé l'émail dentaire disparaît ; la dent fait alors éruption, et l'émail formant la couronne de la dent apparaît librement au dehors. Par son bourgeon de l'émail et par son émail, la dent est donc une sorte de phanère, analogue aux phanères cuticulaires et cornées dont il vient d'être question.

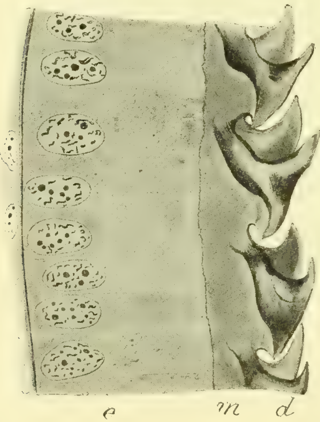


Fig. 447.— *Portion de la radula et de sa matrice épithéliale chez* Agriolimax agrestis L.

e, épithélium qui forme la matrice de la radula. — *m*, membrane de support des dents de la radula. — *d*, dents (trois dents et demie appartenant à quatre rangées transversales de dents ont été figurées). × 1.000.

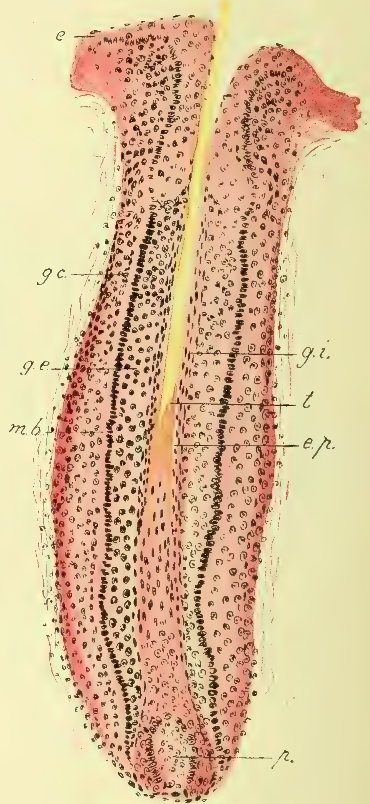


Fig. 448. — *Coupe longitudinale d'un poil et de sa gaine.*

Peau du museau d'un fœtus âgé de Cobaye.— *t*, tige du poil. — *p*, papille du poil (papille conjonctive sur laquelle il est implanté et qui le nourrit). — *e*, épiderme du poil qui recouvre la tige extérieurement. — *ge*, gaine épithéliale externe du poil. — *gi*, gaine épithéliale interne du poil.— *mb*, membrane basale (séparatrice de l'épithélium et du tissu conjonctif sous-jacent). — *gc*, gaine conjonctive ou fibreuse du poil.— *e*, épiderme. × 125.

Malgré la distance apparente qui le sépare de cette série, le *cristallin* de l'œil rappelle, par son mode de production et sa constitution histologique, une phanère cuticulaire. Le cristallin prend naissance aux dépens d'un

bourgeon creux de l'ectoderme (invagination cristallinienne) (fig. 451, A), qui bientôt se referme en une « vésicule cristallinienne » (B). Les cellules qui forment la paroi profonde de cette vésicule augmentent considérablement de hauteur, deviennent cylindriques (C) et se transforment ensuite en éléments très allongés, de forme prismatique, ayant souvent perdu leur noyau, qui sont les *fibres du cristallin* (fig. 452). On peut dire que la cellule a subi ici une transformation, la cristallinisation, comparable à la cuticularisation.

B. **Glandes cutanées.** — Les *glandes cutanées* sont formées par une ou plusieurs cellules qui ont quitté la surface de l'épiderme, se sont enfoncées plus ou moins avant dans l'épaisseur du corps, et qui constituent ainsi, seules ou agglomérées, des diverticules creux de l'épiderme, s'ouvrant à l'extérieur et y déversant leurs produits. Il en existe de nombreuses variétés, selon leur forme, suivant qu'elles sont unicellulaires ou pluricellulaires, selon surtout la nature de la différenciation de leurs cellules constitutives et celle par conséquent du produit fabriqué.

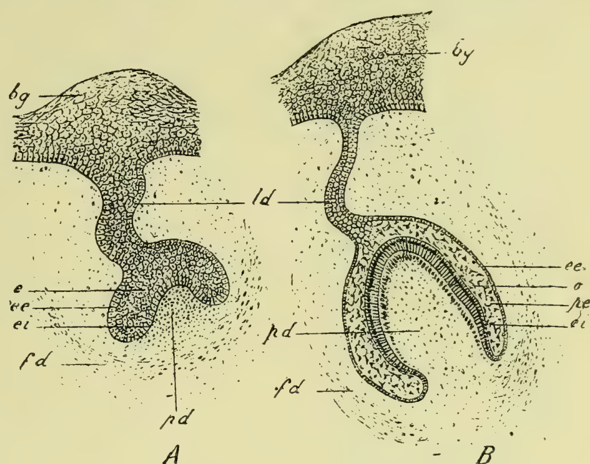


FIG. 449. — *Stades de la formation de la dent chez un Mammifère.*

A, B, deux stades successifs. — *pd*, papille dentaire ou de l'ivoire. — *e*, bourgeon ou organe de l'émail. — *ee*, épithélium externe de l'organe de l'émail. — *ei*, épithélium interne de l'organe de l'émail. — *pe*, lame moyenne de l'organe de l'émail ou pulpe de l'émail. — *o*, couche d'odontoblastes développés à la surface de la papille de l'ivoire. — *fd*, follicule ou sac dentaire, couche fibreuse entourant toute l'ébauche de la dent. — *bg*. bourrelet gingival (épaississement de l'épithélium buccal). — *ld*, lame dentaire (sorte de mur épithélial auquel sont attachées les ébauches dentaires successives et par lequel elles se rattachent à l'épithélium buccal).

Les *glandes unicellulaires de la peau* sont très répandues. On peut d'abord considérer comme telles les cellules muqueuses, qui par leur augmentation de volume considérable débordent fortement la face profonde de l'épiderme et ne sont plus rattachées à la surface du corps que par un mince pédicule qui leur sert de canal excréteur (Mollusques). Des glandes unicellulaires analogues se trouvent chez les Hirudinées. Le groupe des Arthropodes offre un grand nombre de glandes du tégument, qui sont unicellulaires ou paucicellulaires : telles sont les glandes des pattes des Amphipodes qui sécrètent une substance agglutinante, servant à fixer l'animal ou à coller ensemble les matériaux d'un tube protecteur ; par exemple celles de *Phronima* (fig. 453) se composent de trois grandes cellules sécrétrices et d'une cellule de canal allongée en un conduit excréteur. On peut ranger dans ce groupe les « glandes cémentaires » des Cirrhipèdes, dont le produit liquide devient un moyen de fixation de l'animal ; ce sont de grosses cellules continuées par un canal excréteur, agglomérées en deux masses volumineuses

en forme de glandes en grappe. Les « glandes pédieuses » des Mollusques Gastropodes ne sont que des invaginations tégumentaires de l'épiderme du pied, au fond desquelles les cellules mucipares sont accumulées en grand nombre. La « glande byssogène » des Mollusques Lamellibranches est aussi constituée par une agglomération de cellules glandulaires spéciales, disposées autour d'une cavité byssogène qui communique au dehors par un pore creusé dans le pied, ou pore pédieux ; ces cellules, volumineuses, remplies de granulations, étirées en un prolongement très long aboutissant à l'épiderme qui tapisse le fond de la cavité byssale, sont disposées en lames ou feuillets ; leur sécrétion se durcit au contact de l'eau en lamelles de « conchyoline », dont chacune correspond à une lame glandulaire et dont l'ensemble forme ce remarquable appendice filamenteux et enchevêtré du pied des Lamellibranches (de la Moule commune, *Mytilus edulis*, par exemple), au moyen duquel l'animal se fixe au support.

Fig. 450. — *Organe de l'émail dans une incisive de Chat nouveau-né.*

r, réticulum ou pulpe de l'émail. — *e*, épithélium de l'émail présentant dans la partie interne de ses cellules des grains de sécrétion. — *m*, membrane préformative ou cuticule de l'émail. — *i*, ivoire. × 500.

Les « glandes filières » des Annélides (*Spio*, *Owenia*), les « glandes filières » ou « séricigènes » des Insectes, notamment des chenilles de Lépidoptères, ne sont aussi que de

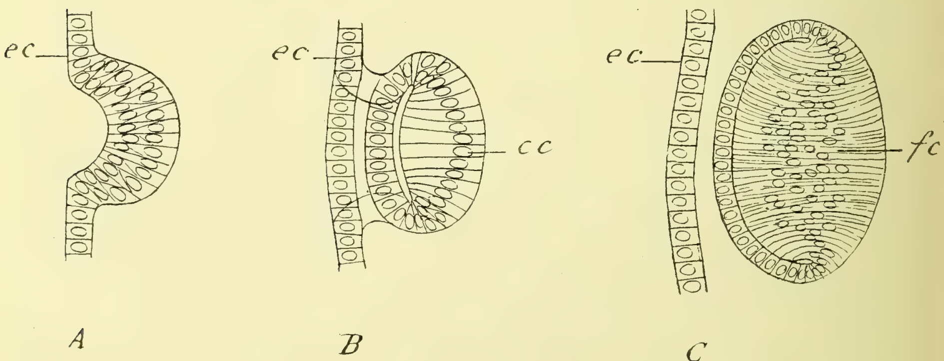


Fig. 451. — *Stades de la formation du cristallin.*

A, invagination cristallinienne. — B, vésicule cristallinienne. — C, cristallin presque définitif. — *ec*, ectoderme. — *cc*, cellules cristalliniennes de la paroi profonde de la vésicule. — *fc*, fibres du cristallin.

profondes invaginations glandulaires de l'ectoderme. Chez ces dernières, ce sont de longs tubes tapissés par des cellules très volumineuses, à noyau gigantesque extraordinairement découpé (voir fig. 114). Elles produisent une partie liquide et une partie solidifiable en soie : chez les Annélides (*Owenia*) une multitude de petits cylindres ou filaments distincts ; chez les Insectes un cylindre unique de « fibroïne » entouré de « grès » ; la substance sécrétée paraît, dans l'un et l'autre cas, être simplement déversée par les cellules, par un suintement régulier.

Un autre groupe de glandes du tégument est représenté chez les Vertébrés par les « glandes à venin » des Amphibiens, les « glandes sébacées » et les « glandes sudoripares » des Mammifères. Ce sont des organes glandulaires d'une complication anatomique assez grande. Les glandes venimeuses des Amphibiens sécrètent cette matière qui se répand à la surface de la peau quand l'animal est irrité ; elles se présentent, à l'état de complet développement (fig. 454), comme creusées d'une cavité assez spacieuse, renfermant le produit de sécrétion granuleux et débouchant à la surface de l'épiderme par un collet ; elles sont tapissées par une couche de grosses cellules glandulaires à enclaves granuleuses que doublent des fibres musculaires lisses.



FIG. 452. — *Éléments du cristallin (fibres cristalliniennes), du Lapin, dissociés.*

Plusieurs fibres à noyau juxtaposées en une lame. × 250.

Les glandes sébacées des Mammifères, produisant l'enduit gras qui lubrifie la peau, sont de petits organes glandulaires appendus aux poils ; elles sont formées par des cellules polyédriques, qui élaborent des gouttes de graisse, s'en remplissent complètement, se désagrègent ensuite et se détruisent pour mettre en liberté leur produit, qui est excrété par conséquent selon le mode holocrine. Quant aux glandes sudoripares, elles sont formées de longs tubes, pelotonnés à leur extrémité profonde, qui est seule sécrétrice, et tapissés par une assise de cellules glandulaires cubiques, que renforce extérieurement, dans la partie pelotonnée et sécrétante seulement, une couche de fibres musculaires lisses.

Aux glandes cutanées il faut rattacher, en leur faisant une place à part, les *trachées* des Insectes et autres Trachéates. On sait en effet, depuis les recherches de KOWALEWSKI, BÜTSCHLI, HATSCHEK, que les trachées se développent comme des glandes ectodermiques, qui sont extraordinairement ramifiées de façon à amener l'air jusque dans l'intimité même des tissus. Comme invagination ectodermique, le tube trachéen est formé, de même que l'épiderme qu'il continue, par une couche cellulaire épithéliale, doublée intérieurement d'une cuticule qui prolonge la cuticule tégumentaire, et qui,

comme celle-ci, est formée par les cellules correspondantes ; il s'y adjoint extérieurement une couche conjonctive. La paroi de la trachée se compose donc de trois tuniques qui, de dedans en dehors, sont les suivantes. C'est d'abord la tunique interne ou chitineuse (« intima »), produite par la couche sous-jacente. Dans le cas simple des plus fines trachées, c'est un tube chiti-

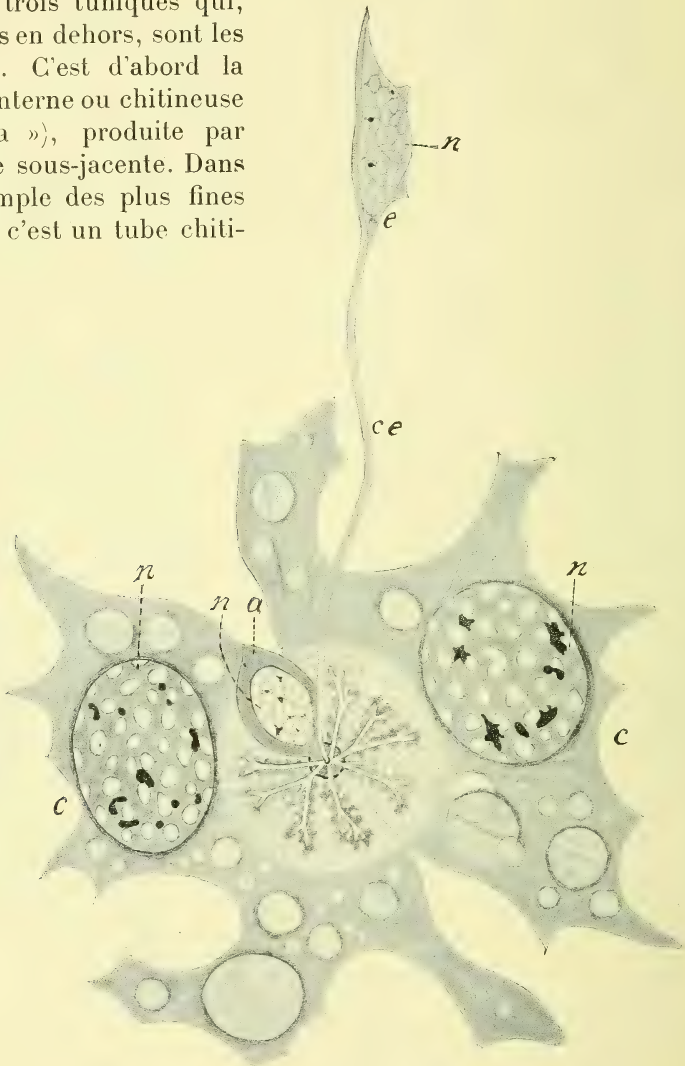


Fig. 453. — *Glande paucicellulaire des pattes d'un Crustacé Amphipode* (Phronima sedentaria Forsk. *c c*, cellules sécrétantes.— *a*, cellule ampullaire. — *e*, cellule du canal excréteur. — *ce*, canal excréteur. — *n*, noyaux. D'après K.-W. Zimmermann.

neux très mince et homogène, mais elle se complique dans les rameaux plus volumineux par la formation d'un fil hélicoïdal, déroulable en tire-bouchon (fig. 455), qui résulte d'un épaississement local et d'une modification chimique de l'intima, et qui est destiné à maintenir la trachée béante, à la manière d'une forme de plus grande résistance, suivant le langage des ingénieurs. Dans les gros troncs trachéens et dans les « vésicules trachéennes », dilatations des troncs trachéens, les fils spiraux s'anastomosent (fig. 455), et dans les « poumons » des Araignées, l'intima se couvre intérieurement d'épais-

sissements qui s'unissent en un réseau de petits bâtonnets chitineux. Vient ensuite la tunique moyenne ou « media », cellulaire, dite improprement

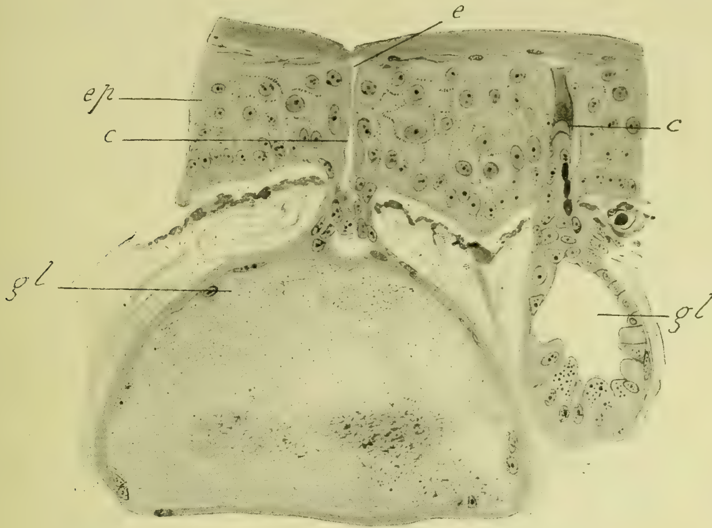


Fig. 454. — *Coupe de la peau et des glandes cutanées venimeuses de* Rana temporaria L.
ep, épiderme stratifié. — *gl*, glandes ; l'une agrandie par le produit de sécrétion dont elle est remplie, ses cellules étant refoulées à la périphérie par la masse sécrétée. — *c*, canal excréteur de la glande. — *e*, entonnoir. × 300.

« couche péritonéale » de la trachée et qu'on doit appeler « matrice » ou

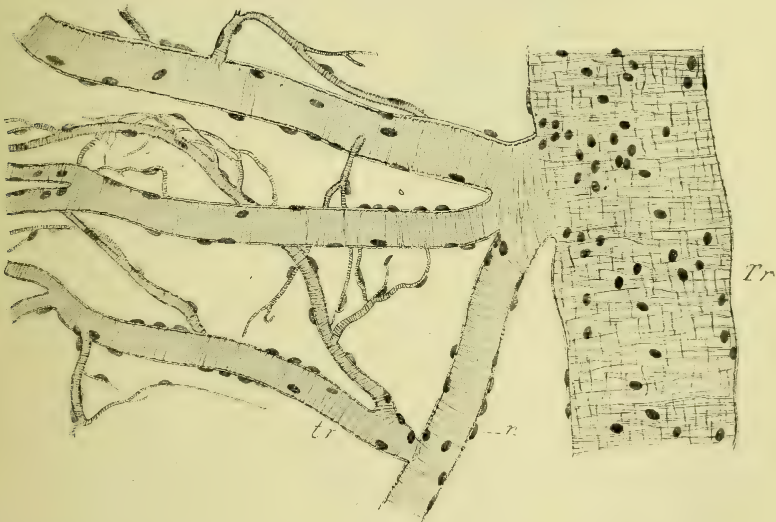


Fig. 455. — *Ramification trachéenne chez un Insecte, le* Timarcha tenebricosa Fabr.
Tr, gros tronc trachéen. — *tr*, petite trachée à fil spiral. — *n*, noyaux de la matrice. × 125.

« couche chitinogène » ; elle est formée de cellules aplaties, dont les limites ont souvent disparu et dont on ne voit sur les préparations ordinaires que

les noyaux (fig. 455). La tunique externe ou « externa », conjonctive, n'offre rien de particulier. Rappelons (v. p. 184) que, dans certains cas, le système trachéen devient très comparable à une glande, parce que par exemple les dernières ramifications trachéales s'enfoncent dans de volumineuses cellules ayant un caractère nettement glandulaire, les « cellules trachéales », qu'on doit considérer comme les éléments terminaux de la couche cellulaire, con-



Fig. 456. — *Glande trachéale d'une larve d'Œstre* (Gastrophilus equi Fabr.).
Tr, tronc trachéen principal. — *tr*, rameaux trachéens secondaires aboutissant à des cellules trachéales. × 100.

sidérablement agrandis et transformés en cellules sécrétrices ; tel est le cas des cellules trachéales chez la larve d'Œstre du Cheval (fig. 456).

Pour terminer cette question des cellules épithéliales ectodermiques, il convient de remarquer, une fois de plus, que les cellules épidermiques, rangées ici parmi les éléments nutritifs, remplissent en réalité des rôles multiples. *Éléments nutritifs*, elles le sont surtout lorsqu'elles sont différenciées en éléments glandulaires, isolés ou réunis en glandes. Mais elles le sont aussi, en dehors de toute différenciation de ce genre. Chez beaucoup d'animaux, en effet, c'est par elles qu'en raison de leur situation toute superficielle doivent entrer les matériaux, gazeux surtout, qui servent à la nutrition et particulièrement à la respiration, et c'est par elles que les déchets de cette nutrition et de cette respiration doivent sortir ; elles fonctionnent

donc comme cellules respiratoires. Toutes les cellules épidermiques des Invertébrés les plus inférieurs sont employées à la fonction respiratoire. Ailleurs, c'est seulement dans des régions spéciales du tégument que les cellules épidermiques jouent ce rôle : au niveau des branchies (Mollusques, Crustacés, Poissons, etc.) ou dans les trachées (Arthropodes Trachéates).

En outre, la cellule épidermique, placée qu'elle est à la surface du corps, en contact plus ou moins direct avec les agents extérieurs, est aussi un *élément sensoriel*, accessoire des cellules sensibles, lorsque du moins la fonction de protection, cette autre et troisième attribution de la cellule épidermique, ne l'a pas tellement modifiée qu'elle soit devenue totalement impropre à son rôle physiologique sensoriel. Dans l'épiderme épaissi et stratifié d'un Mammifère, par exemple, les cellules superficielles, kératinisées et mortes, ne peuvent être sensorielles ; mais les éléments profonds, plus mous et pleins de vie, méritent cette qualification, car ils sont en connexion avec des terminaisons nerveuses issues de cellules sensibles plus profondément situées.

Enfin, et comme fonction véritablement primitive, la cellule épidermique est un *élément de revêtement* et de protection. C'est dans ce but qu'elle se cuticularise, se recouvre de cellulose, se kératinise. Et, de plus, chez nombre d'animaux, elle se transforme de diverses manières en cellule de soutien. Ainsi, chez des larves pélagiques de Polychètes, certaines cellules épidermiques deviennent de véritables cellules squelettiques, à cytoplasme étoilé (W. Huccker). Ainsi encore se déposent souvent dans la cuticule, chez les Chitons et les Solénogastres par exemple, des spicules calcaires formés à la surface et aux dépens d'une ou plusieurs cellules épidermiques dont ils se séparent ensuite.

Article. 3. — CELLULES ÉPITHÉLIALES MÉSODERMIQUES. LA CELLULE PÉRITONÉALE ET LE CŒLOME. LES CELLULES EXCRÉTRICES ET LES REINS

I. La cellule péritonéale et le cœlome

De même que nous avons étudié un épithélium ectodermique persistant, qui est l'épiderme, et un épithélium entodermique définitif, qui est celui du tube intestinal, nous avons maintenant à considérer un *épithélium mésodermique* permanent. Chacun de ces épithéliums de l'adulte représente l'ensemble des cellules de même origine embryonnaire, la totalité du matériel cellulaire isogénique qui reste disponible après le départ des formations diverses issues des différents feuillets. En d'autres termes, le feuillet embryonnaire, moins certaines formations, donne un épithélium définitif. Le *mésoderme*, après formation des *muscles* et production du mésenchyme, devient l'épithélium de la *cavité générale du corps* ou *cœlome*.

Cet épithélium est sujet lui-même à plusieurs différenciations. C'est lui qui fournit le plus souvent, comme on le verra plus loin, les *cellules germinatives*, et, en dernière analyse, les œufs et les spermatozoïdes. C'est de lui

que dérivent la plupart des *glandes excrétrices* ou *reins*, chargées d'accumuler et, au besoin, de rejeter au dehors et d'excréter certaines substances, et spécialement celles qui sont nuisibles à l'organisme, qui y ont pris naissance ou qui y ont été apportées directement du dehors. Ce qui reste de l'épithélium cœlomique, après la différenciation des cellules germinatives et des cellules excrétrices rénales, constitue le *revêtement définitif de la cavité générale du corps*.

Cet épithélium définitif du cœlome, partout où il n'a pas subi une différenciation spéciale en vue d'une fonction excrétrice ou autre à remplir, offre une structure très simple. Etalons à plat le mésentère d'un Mammifère, c'est-à-dire cette portion du péritoine qui tapisse la cavité abdominale, principal compartiment de la cavité générale du corps, et arrosons la surface de ce mésentère d'une solution de nitrate d'argent, de façon à mettre en évidence les contours des cellules épithéliales, nous constaterons qu'à la suite de cette argenture se sont dessinés à la surface du mésentère de fins traits noirs qui limitent des contours irrégulièrement polygonaux (fig. 457)



Fig. 457. — *Épithélium du Mésentère d'un Chat nouveau-né étalé à plat.*

Les contours des cellules sont dessinés par le nitrate d'argent, les noyaux sont colorés par le picro-carmin. × 350.

Chaque polygone représente une cellule, car les réactifs colorants y décèlent un noyau ; mais c'est une cellule extrêmement aplatie, dont on ne verrait pas les limites sur des coupes perpendiculaires à la surface et dont les noyaux seuls seraient visibles. Quant aux traits noirs tracés par l'imprégnation argentique, ils correspondent à des fentes intercellulaires étroites creusées entre les cellules et remplies d'un ciment qui unit ces cellules ou d'une lymphe qui circule entre elles. Ces cellules, étant superficielles, limitant la paroi d'une cavité, ayant tous les caractères morphologiques des éléments épithéliaux ordinaires, dont elles ne diffèrent que par leur minceur, forment donc un épithélium, l'épithélium du cœlome. A cet épithélium on a donné le nom d'*endothélium*, et cela pour plusieurs raisons. On a voulu spécialement désigner comme endothélium l'épithélium dérivant du feuillet moyen du blastoderme, et l'épithélium cœlomique est précisément celui qui répond seul à cette condition génétique. On a aussi attaché à l'expression d'endothélium un sens topographique, appelant ainsi un épithélium qui borde une cavité intérieure du corps, la cavité cœlomique par exemple, la lumière des vaisseaux, etc. Enfin on a donné, bien à tort certainement, à ce même terme une signification morphologique, qualifiant

d'endothéliaux en général tous les éléments épithéliaux plats, quelles que soient leur origine et leur position : tels l'épithélium cœlomique, celui qui tapisse la face interne des vaisseaux, l'épithélium entodermique qui revêt les cavités aériennes du poumon des Vertébrés, l'épithélium ectodermique qui couvre la face supérieure de la cloche des Méduses, etc. Le meilleur emploi qu'on puisse faire du terme d'endothélium est certainement de le réserver pour l'usage embryologique en désignant par là un épithélium d'origine mésodermique ou mieux encore un épithélium développé autour des cavités creusées en plein mésenchyme, telles que les bourses séreuses ou articulaires des Vertébrés (Waldeyer).

L'épithélium cœlomique, en raison de sa grande minceur, se laisse traverser facilement par les liquides qui baignent le corps ou par les cellules mobiles étrangères ou non à l'organisme. Rappelons à ce sujet les célèbres expériences de Recklinghausen, de Ludwig et Schweigger-Seidel. On ouvre le ventre d'un Lapin et on verse sur la face concave du diaphragme (qui est recouverte, comme tout le reste de la paroi abdominale, par l'épithélium péritonéal, c'est-à-dire par l'épithélium du cœlome) du lait ou du bleu de Prusse ; on voit alors le liquide disparaître en tourbillonnant en certains points de la surface du diaphragme, pour passer dans les vaisseaux lymphatiques contenus dans l'épaisseur de la cloison diaphragmatique. De cette expérience ces auteurs ont conclu à l'existence d'ouvertures, de « stomates », véritables bouches d'absorption pour les liquides et même pour les corps solides et les cellules contenus dans la cavité cœlomique. Ces stomates, ils ont du reste prétendu les constater par l'observation microscopique directe, sous forme de trous ménagés entre les cellules plates de l'épithélium péritonéal. Ranvier, Tourneux et Herrmann ont donné de ces images une autre interprétation, et Kolossow et Ussow ont nié l'existence d'orifices préformés quelconques interrompant la continuité de l'épithélium. Il n'en reste pas moins vrai que les cellules épithéliales du péritoine sont douées d'une grande plasticité, qu'elles peuvent ainsi, comme Ranvier entre autres l'a montré, se laisser écarter les unes des autres ou même se laisser traverser d'outre en outre par des éléments étrangers, tels que des cellules migratrices ou amibocytes, ces éléments voyageurs qui jouent dans l'économie animale un si grand rôle et dont il sera question plus loin.

La forme simplement aplatie n'est d'ailleurs pas la seule que présente l'épithélium cœlomique ou péritonéal, qui est susceptible dans certains cas de différenciations importantes et variées. Plusieurs auteurs, et Kolossow le premier, ont montré que chez les Vertébrés les cellules péritonéales pouvaient acquérir, avec une certaine hauteur, des caractères très particuliers, la ciliation par exemple. Le cœlome et ses dépendances sont tapissés chez les Echinodermes par des cellules ciliées vibratiles, qui mettent en mouvement le contenu cœlomique, aidées dans cette tâche par des appareils vibratiles spéciaux, soit fixes (« urnes » et « corbeilles »), soit mobiles dans le liquide cavitaire (« globules vibratiles » des Oursins). La ciliation des cellules cœlomiques est sans doute un fait beaucoup plus répandu qu'on ne le croit. Faut-il rappeler d'autre part que, chez certains animaux, les cellules péritonéales sont de véritables éléments épithélio-musculaires et constituent les muscles de la paroi du corps, et que chez des Annélides

tels qu'*Owenia* ce seraient, d'après Gilson, des éléments musculo-glandulaires, leur partie glandulaire tapissant la cavité cœlomique directement.

Sans plus revenir même sur ces différenciations, qui sont très poussées, l'épithélium péritonéal présente fréquemment des modifications destinées à lui faire jouer un rôle nutritif. L'exemple des Oligochètes et spécialement des Lumbricides est particulièrement instructif, parce qu'il montre bien l'aptitude remarquable des cellules péritonéales à des différenciations variées. La paroi du tube digestif d'un Ver de terre (et celle aussi des vaisseaux sanguins) est doublée par une couche d'éléments piriformes appelés *cellules chloragogènes*, qui par leur base s'appuient sur l'intestin (ou sur la paroi vasculaire) (fig. 458) ; ce sont des cellules péritonéales profondément modifiées. Elles produisent abondamment de gros granules réfringents, jaune verdâtre, de nature chimique indéterminée ; le corps cellulaire en est bourré (fig. 459). Périodiquement, elles perdent une partie de leur contenu, qui tombe dans la cavité cœlomique ; ce sont des cellules excrétrices (Cuénot), que nous retrouverons tout à l'heure. — Au voisinage des néphridies (des reins), sur les mésentères ou cloisons qui relient ces néphridies à la paroi du corps, les cellules péritonéales se différencient d'une tout autre façon. Elles se gonflent de glycogène et deviennent de grandes cellules vésiculeuses, très semblables aux cellules de réserve qu'on connaît dans d'autres groupes sous le nom de cellules de Leydig et qui seront décrites plus loin (Claparède, Beddard, Cuénot).

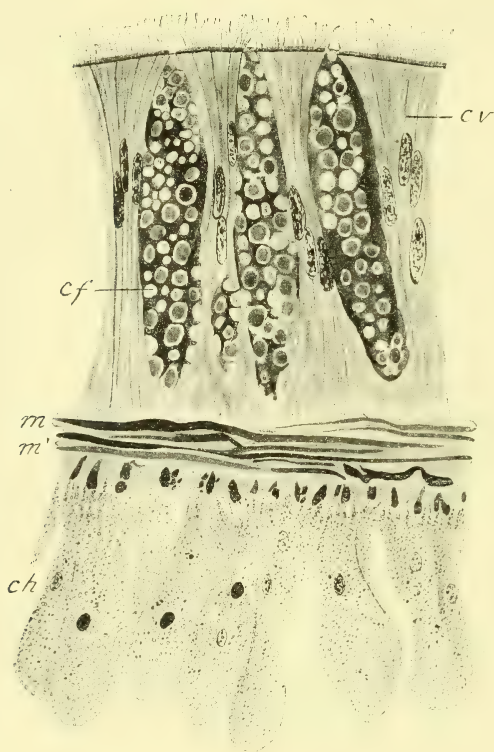


Fig. 458. — *Coupe de l'intestin d'un Ver de terre* (Allolobophora terrestris Sav.) *revêtu en dehors par les cellules chloragogènes.*

cv, cellules vibratiles. — *cf*, cellules à ferments. — *m*, *m'*, les deux couches de muscles. — *ch*, couche péritonéale des cellules chloragogènes. × 250.

II. Les cellules excrétrices et les reins.

A. **Classification des cellules excrétrices.** — On peut appeler *cellules excrétrices*, d'après Cuénot, des cellules dont la constitution est telle qu'elles tendent constamment à retirer du milieu intérieur les substances normales

qui s'y trouvent en excès et aussi les substances anormales qui y sont surajoutées. Par exemple, on sait que, si l'on boit une grande quantité d'eau ou si de l'eau est injectée dans les veines, les reins éliminent une quantité d'eau approximativement égale à ce qui a été ajouté au milieu intérieur. D'autre part, les réactions chimiques qui se passent dans l'organisme animal déversent constamment dans le milieu intérieur des substances, qui, souvent inaptes à entrer dans de nouvelles combinaisons chimiques, et incapables de se précipiter, risqueraient de s'accumuler dans l'organisme et de changer la composition du milieu intérieur; ces produits d'excrétion ou de désassimilation, comme on les appelle, agiraient par suite comme des substances plus ou moins toxiques, qui causeraient l'empoisonnement et la mort de l'animal. Enfin, des matières liquides ou des corps solides et même vivants, nuisibles ou tout au moins inutiles à l'organisme, peuvent y pénétrer, ainsi que cela se passe naturellement ou qu'on le réalise expérimentalement. Les expériences auxquelles il est ici fait allusion sont avant tout celles des injections physiologiques, dont la méthode, inaugurée par KOWALEWSKY, a été surtout appliquée par CUÉNOT à plusieurs grands groupes d'Invertébrés. Cette méthode, qui a été précisément imaginée pour permettre de reconnaître et de caractériser les cellules excrétrices en quelque point de l'animal qu'elles se trouvent, consiste essentiellement en ceci. On injecte dans la cavité générale ou dans les vaisseaux d'un animal une substance colorée, par exemple de l'encre de Chine, de l'indigo, du carminate d'ammoniaque ou une matière colorante d'aniline ; le lendemain on sacrifie l'animal et on recherche où et au niveau de quelles cellules, de quel organe la substance colorée a été fixée et retenue ; on en conclut que cette cellule ou cet organe a excrété la substance colorée que l'on a injectée.



FIG. 459. — *Cellule chloragogène d'Allolobophora terrestris* SAV. × 750.

La fonction des cellules excrétrices est donc de débarrasser le milieu intérieur de l'excès des substances normales et de la présence des substances anormales et étrangères. Pour ce faire, ces cellules fixent dans leur cytoplasme ces diverses substances. Mais la cellule excrétrice exerce un choix sur ces substances et n'est pas apte à prendre n'importe laquelle ; elle se comporte donc comme un véritable *élément sécréteur*. De là autant de catégories de cellules excrétrices qu'il peut y avoir de substances différentes à éliminer.

Pour mettre un peu d'ordre dans ce fouillis des éléments excréteurs, on peut d'abord distinguer ceux qui incorporent et fixent les corps solides de ceux qui retiennent et absorbent les substances liquides. Les premiers, qu'on ne comprend pas habituellement comme cellules excrétrices, et qui cependant méritent cette appellation si l'on donne au terme excrétion un

sens suffisamment large, seront les *éléments phagocytes* de l'organisme, tantôt isolés, tantôt réunis en organes phagocytaires ; nous les retrouverons bientôt. Nous ne retiendrons pour le moment que les autres, c'est-à-dire les *cellules excrétrices* de substances liquides. Voilà un premier point de vue qui permet d'écarter, provisoirement tout au moins, et de reléguer en une place à part une grande catégorie d'éléments excréteurs.

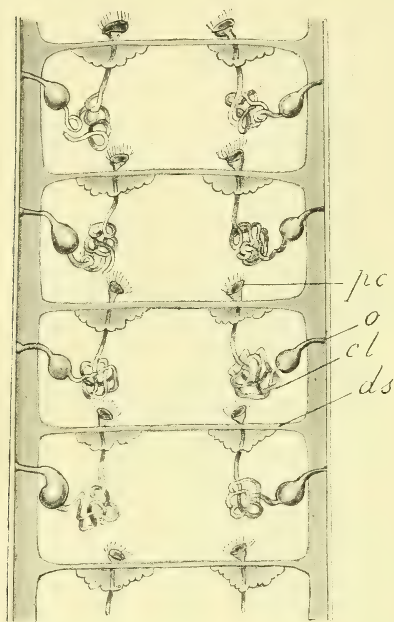


Fig. 460. — *Schéma de la néphridie chez un Ver.* Portion du corps d'un Ver dont plusieurs segments ont été représentés. — *ds*, cloisons ou dissépiments séparant ces segments. — *cl*, canal en lacet. — *o*, son orifice cutané. — *pc*, son orifice cœlomique, pavillon cilié ou néphrostome. D'après Semper.

On peut encore, en se plaçant à un point de vue différent, établir une deuxième distinction parmi les cellules excrétrices. Si toutes ont pour rôle de prendre au milieu intérieur certaines substances inutiles ou nuisibles, les unes rejettent ces substances et en débarrassent l'organisme, les autres les retiennent et les accumulent ; les unes donc procèdent par voie d'*élimination*, les autres par *accumulation*. Si l'on appelle *rein* un organe formé par un assemblage de cellules excrétrices, on pourra donc parler, dans un langage d'ailleurs purement physiologique, de *reins d'élimination* et de *reins d'accumulation*.

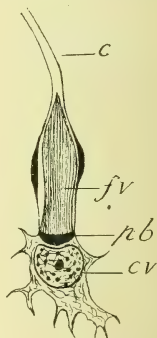


Fig. 461. — *Cellule à flamme vibratile du fond d'un tube excréteur de* Tœnia saginata.

cv, cellule vibratile. — *fv*, flamme vibratile. — *pb*, plaque basale qui la supporte. — *c*, partie terminale d'un canalicule excréteur. D'après K.-C. Schneider.

Les cellules du foie des Vertébrés et des Crustacés Décapodes peuvent être considérées comme des cellules accumulatrices qui choisissent et arrêtent au passage des substances nuisibles, telles que les ptomaïnes de la viande putréfiée. Cette fonction d'arrêt du foie permet à ces êtres de résister à certains poisons que retiennent les cellules hépatiques. Il en est de même pour les cellules de Leydig de beaucoup d'Invertébrés, qui accumulent en elles des produits d'excrétion variés, pour le corps adipeux des Insectes Orthoptères où se trouvent des cellules uriques, qui pendant toute la vie de l'animal emmagasinent de l'urate de soude et fonctionnent ainsi comme rein d'accumulation (Cuénot).

En considérant la nature des substances excrétées, on peut encore introduire parmi les cellules excrétrices une grande division, grâce à l'emploi méthodique de la méthode des injections physiologiques. Le plus habi-

tuellement, en effet, les cellules excrétrices se comportent d'une manière inverse à l'égard de l'indigo-carmin et du carminate d'ammoniaque, absorbant l'une de ces substances et refusant l'autre. On peut donc, au moins provisoirement, distinguer des « cellules excrétrices à indigo », et « des cellules à carminate » (Cuénot). Ainsi chez les Mollusques, d'après Kowalewsky et Cuénot, la néphridie (le rein des anatomistes) élimine l'indigo; les cellules à carminate au contraire sont éparses dans le tissu conjonctif (Gastropodes) ou contenues dans des « glandes péricardiques » (Lamellibranches), ou rassemblées dans la paroi du cœur branchial (Céphalopodes). Chez l'Écrevisse, d'après les mêmes auteurs, le labyrinthe de la « glande verte » ou « rein antennaire » excrète l'indigo, tandis que l'excrétion du carminate se fait par le « saccule » de ce même rein et par les « reins branchiaux ».

Enfin, la distribution des cellules excrétrices dans l'organisme animal, leur position, leur origine, bref leurs caractères anatomiques et embryologiques permettent encore des classements La distribution de ces cellules est très étendue : un grand nombre de cellules variées, siégeant dans tous les points du corps, sont douées de la fonction d'excrétion. Les unes sont *isolées*, éparses au milieu des tissus ; elles appartiennent surtout au mésenchyme, au tissu conjonctif. Les autres sont *concentrées en organes* qui occupent dans le corps animal une position déterminée et qui ne sont autres que les divers organes qualifiés de reins par les anatomistes. Mais cette expression de reins a été trop largement employée par les anatomistes zoologues ; son usage devrait être restreint, dans le langage anatomique, à ces organes rénaux qui portent le nom générique de *néphridies* et qui sont homologues les uns aux autres dans toute la série animale.

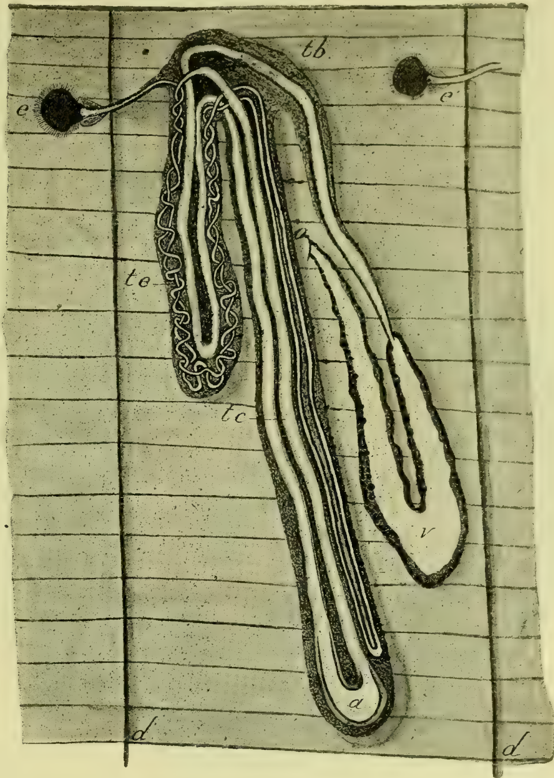


Fig. 432. — *Néphridie d'un Ver de terre* (Lumbricus herculeus Sav.) e, pavillon cilié ou néphrostome (entonnoir péritonéal). — *a*, ampoule. — *tc*, tube à cils. — *tb*, tube à bâtonnets. — *v*, vessie terminale. — *o*, orifice cutané. — *d*, dissépiments ou cloisons intersegmentaires. D'après Maziarski. × 60.

La dénomination de reins ne doit avoir qu'une acception purement physiologique.

B. **La cellule néphridienne et les principales néphridies.** — La *néphridie* peut être typiquement décrite comme un tube plus ou moins compliqué de forme, ouvert d'une part par un entonnoir ou pavillon cilié dans la cavité cœlomique, ou dans la masse mésenchymateuse du corps chez les animaux dépourvus de cœlome, d'autre part débouchant à l'extérieur par un orifice cutané, tapissé sur tout son parcours par des cellules glandulaires excrétrices (fig. 460). Les néphridies ont ainsi des connexions anatomiques étroites avec le cœlome, et bien que leur développement ne soit pas encore parfaitement connu, elles peuvent être regardées comme des dépendances de la cavité générale du corps. Le prototype de ces organes est fourni par les Vers; la figure 460 en donne une idée schématique. Le rein des Vertébrés, la néphridie des Mollusques (organe de Bojanus des Lamellibranches) rentrent dans ce groupe.

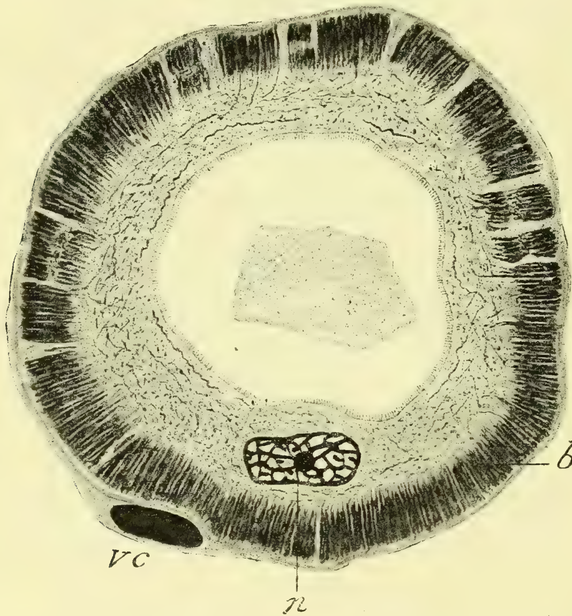


Fig. 463. — *Tube à bâtonnets* (*tube sécréteur*) *de la néphridie d'un Ver de terre* (Lumbricus herculeus Sav.).

n, noyau. — *b*, bâtonnets. — *vc*, vaisseau capillaire sanguin. D'après Maziarski. × 500.

Décrivons sommairement à présent quelques organes excréteurs.

Ceux des Vers plats et des Rotifères sont des tubes très ramifiés, capillaires, qui se terminent par des extrémités plongeant dans la masse mésenchymateuse du corps et munies chacune d'une flamme vibratile (Pintner, Fraipont). Ces flammes vibratiles sont très difficiles à voir ; elles son- portées par une cellule flagellée (fig. 461).

Les néphridies des Vers se composent d'un tube plus ou moins pelotonné (« tube segmentaire ») débouchant d'une part dans le cœlome par un « entonnoir péritonéal », d'autre part à l'extérieur par un orifice cutané. Ce tube se subdivise le plus souvent en plusieurs régions dont l'épithélium a une constitution différente et par conséquent aussi sans doute une fonction spéciale. Chez le Ver de terre par exemple (fig. 462), on sait depuis Claparède, grâce aux recherches de Vejdovsky, Benham, Maziarski, que le tube est intracellulaire sur tout son parcours, et qu'il présente successivement les régions suivantes. Le canal commence par l'entonnoir péritonéal, formé de cellules longuement ciliées et vibratiles. Puis vient un tube renflé en un certain point en une « ampoule », remarquable par la présence, à la

surface libre des cellules, non seulement d'une bordure en brosse, mais encore et surtout d'une rangée de bactéries, qui y sont constantes (Maziarski). Plus loin, ce sont des tubes étroits, pourvus sur leur face interne de brosses, remplacées en deux ou trois endroits par des touffes de cils longs et délicats. A cette région succède une autre, sans doute éminemment sécrétoire, caractérisée par des éléments cellulaires munis d'une brosse à leur surface libre et dont le protoplasma est strié, grâce à la présence de bâtonnets colorables (Benham) (fig. 463). Le canal est terminé per un réservoir ou « vessie » où s'accumule le produit excrété débouchant au dehors par l'orifice cutané.

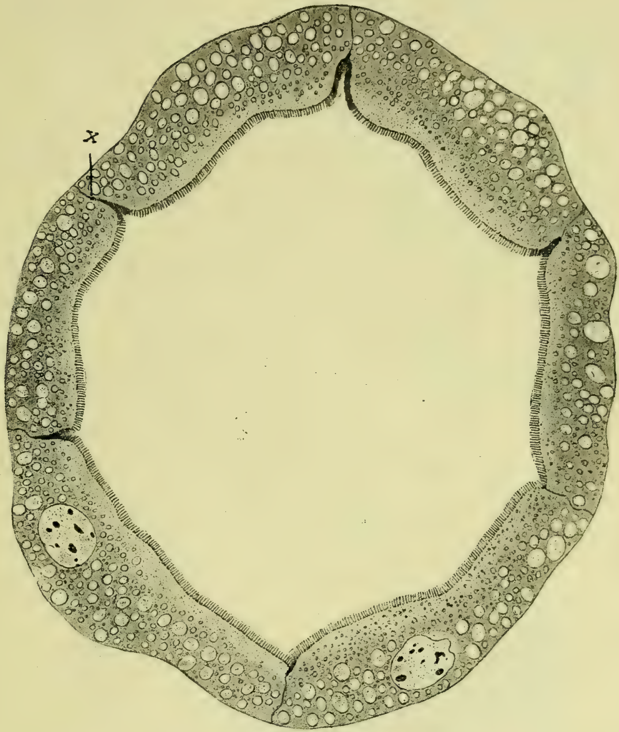


Fig. 464. — *Coupe d'un tube de Malpighi d'une larve d'Insecte* (Gastrophilus equi. Fabr.) *avec bordure en brosse.*

En x, la coupe du cadre qui correspond à la limite intercellulaire (*Kittleisle*). × 370.

La glande verte ou rein antennaire des Crustacés Décapodes, le rein des Mollusques et le rein des Vertébrés sont des néphridies vraies comme les tubes segmentaires des Vers. Le rein des Vertébrés se compose de tubes sinueux, qui ne sont glandulaires que dans certaines portions de leur trajet, notamment celle appelée « tube contourné », parce que les sinuosités y sont très accusées. Dans cette région comme dans le tube segmentaire des Vers, les cellules portent à leur surface une garniture en brosse; là aussi, comme dans la partie éminemment sécrétrice du tube segmentaire des Vers, leur protoplasme est strié dans sa partie basale et décomposable en bâtonnets découverts par R. Heidenhain et décrits depuis par une foule d'auteurs.

Les tubes de Malpighi des Insectes appartiennent à une catégorie anatomique toute différente. Ce sont des tubes en cæcum qui naissent de l'intestin à l'union de l'intestin rectal ou proctodæum. Ils sont limités par des cellules volumineuses recouvertes superficiellement d'une bordure en brosse (fig. 464).

Les cellules excrétrices étant très diverses par leur origine, leur nature, leur forme, leur structure et leur situation, on comprend qu'il soit impossible de trouver des caractères cytologiques qui leur soient communs à toutes. En restreignant le problème, en le limitant aux cellules excrétrices des reins proprement dits et particulièrement des néphridies, c'est-à-dire aux cellules qui forment l'épithélium de revêtement d'un tube rénal, il devient possible au contraire de retrouver dans toutes certains caractères assez fixes pour permettre de décrire une *cellule rénale*. Ces caractères, attributs constants de la cellule rénale, sont, d'une part, la ciliation de sa surface libre qui, dans les tubes segmentaires du Lombric, comme dans les tubes de Malpighi des Insectes et dans les tubes contournés des Vertébrés, offre une *bordure en brosse*.

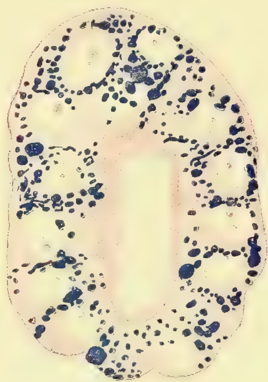


Fig. 465. — *Tubes urinifères de la Grenouille, après injection physiologique faite à l'animal d'une solution de carmin d'indigo.* D'après une préparation de Ch. Garnier. × 400.

L'autre caractère, tout aussi constant que le précédent, c'est la décomposition du cytoplasme, dans la partie basale de la cellule, en filaments ou *bâtonnets* électivement colorables.

L'une et l'autre formations varient d'ailleurs selon l'état d'activité de la cellule rénale. Les bâtonnets, que R. Heidenhain a fait connaître dans les reins des Vertébrés et dont tant d'auteurs se sont occupés depuis, se rapprochent par leur nature des filaments ergastoplasmiques basaux qui distinguent les autres cellules glandulaires, sans qu'on puisse encore les identifier avec ceux-ci ; en tout cas, il suit de certaines observations (de N. Sjöbring par exemple) que leur puissance et leur aspect sont en rapport avec l'état fonctionnel de la cellule, qu'ils deviennent moniliformes et se segmentent en granules, qu'ils se déplacent en certains stades de l'activité cellulaire, qu'ils augmentent pendant la phase fonctionnelle la plus active ; on retrouve donc en eux les variations liées à la fonction qu'on connaît pour les



Fig. 466. — *Cellules de la néphridie d'un Escargot* (Helix aspersa), *avec concrétion urinaire.*
c, cristal. — *n*, noyau. × 250.

formations ergastoplasmiques en général. Quant aux bordures en brosse, elles aussi sont sujettes à des changements sous l'influence de l'activité cellulaire ; au moment de l'excrétion, quand la cellule rejette ses produits, les brosses tombent ou sont repoussées de part et d'autre par le produit de sécrétion et lui livrent passage ; la cellule devient nue alors et se reconstitue plus tard une nouvelle garniture ciliée.

C. **Caractères principaux de la sécrétion dans les cellules excrétrices.** — Terminons cet article par quelques indications sur les produits éliminés par les cellules excrétrices et sur le mécanisme de l'excrétion. Les cellules excrétrices (au sens large) peuvent contenir et éliminer toutes sortes de substances et de corps : des bactéries, des globules du sang, des substances excrémentitielles, telles que l'acide urique et les urates, des matières étrangères à l'organisme, comme l'encre de Chine, le carmin, les solutions quelconques injectées expérimentalement aux animaux. Nous avons vu que la méthode des injections physiologiques a permis de classer, suivant la nature du produit qu'elles éliminent, les glandes excrétrices en deux catégories : les reins à indigo et les reins à carminate (fig. 465). Dans les conditions normales et naturelles, on peut encore faire parmi les organes excréteurs d'utiles distinctions et les bien caractériser en se fondant sur la nature du produit éliminé par les cellules de ces organes. Produisent de l'urée, de l'acide urique ou des urates, de l'acide hippurique, les reins des Vertébrés, les néphridies des Gastropodes et les Lamellibranches, les tubes de Malpighi des Insectes et des Chétopodes ; le foie des Scorpions, la néphridie des Poulpes forment de la guanine ; les tubes de Malpighi des Iules éliminent de l'oxalate de chaux, etc.

On sait peu de chose sur la sécrétion et l'excrétion cellulaires des produits d'élimination. Ces produits sont souvent déposés dans la cellule sous forme figurée, celle d'une enclave volumineuse, cristal ou concrétion, à laquelle on peut donner le nom générique de « sphérule urinaire » (*Harnkügelchen*) (Schoppe). L'exemple le plus typique est celui des cellules de la néphridie des Escargots, dont chacune contient à l'intérieur d'une vacuole une grosse concrétion urinaire (acide urique ou guanine) (fig. 466). Dans les cellules du rein des Vertébrés eux-mêmes (Reptiles, Oiseaux), on a retrouvé des concrétions urinaires analogues. D'autres fois le produit à excréter est liquide ou amorphe, et se présente sous la forme d'une vacuole ou d'une boule plasmique. Il est probable que la sécrétion est continue dans les cellules excrétrices, et notamment dans les cellules rénales, et que ces éléments, à la différence de beaucoup d'autres cellules glandulaires, travaillent sans relâche. La sécrétion s'opère sans doute ici, comme dans les autres cellules sécrétrices, sous l'influence et avec le concours de parties différenciées du cytoplasme, telles que l'ergastoplasme représenté dans les cellules rénales par les bâtonnets basaux. En étudiant chez des Amphibiens les caractères des cellules rénales en fonctionnement, Meves a vu se former dans leur cytoplasme, ici comme partout ailleurs, des granules de sécrétion contenus à l'intérieur de boules qui se transforment en vacuoles où les grains sont finalement dissous. Quant à l'excrétion, elle paraît se faire soit en nature, soit après dissolution du produit. Les cellules rénales des Escargots rejettent leur concrétion de guanine, tout d'un bloc. Celles des reins de Vertébrés

excrèteraient, d'après NICOLAS et d'autres auteurs, des boules plasmiques qui soulèvent sa bordure en brosse, l'écartent et la disloquent et viennent tomber à la surface. Fréquemment, l'excrétion ne donne lieu à aucune image microscopique, et le produit est éliminé sans doute sous forme dissoute.

2° Cellules nutritives mésenchymateuses.

De même que la plupart des cellules épithéliales servent, ainsi que nous venons de le voir, à la nutrition de l'organisme, un grand nombre de cellules mésenchymateuses sont aussi des éléments nutritifs. Les autres, que nous retrouverons dans le livre suivant, sont surtout des éléments de soutien.

Les cellules mésenchymateuses nutritives peuvent se diviser en deux catégories. Les unes sont fixes ; elles reçoivent, élaborent et rendent élaborés ou excrètent sur place les matériaux nutritifs. Les autres sont mobiles; elles se meuvent activement et spontanément à travers tous les territoires de l'organisme ; ou bien elles sont entraînées passivement et mécaniquement par la circulation d'un liquide nourricier, le sang, la lymphe, où elles sont plongées.

ARTICLE 4.— CELLULES NUTRITIVES MÉSENCHYMATEUSES MOBILES. LE SANG

I. CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES GÉNÉRAUX DES ÉLÉMENTS DU SANG ET DE LA LYMPHE.

Mettons sous le microscope une goutte de sang d'Écrevisse, une goutte

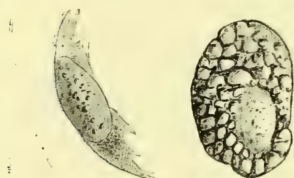


FIG. 467. — *Éléments du sang (hémolymphe) de l'Écrevisse* (Astacus fluviatilis ROND). × 300.

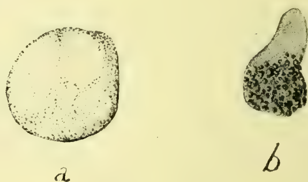


FIG. 468. — *Éléments de la lymphe de la Grenouille* (Rana esculenta L.).
État frais. *a*, finement granuleux. — *b*, grossièrement granuleux. × 370.

de lymphe de Grenouille, une de sang de Grenouille et une de sang de l'Homme (fig. 467-470).

Dans les quatre préparations nous trouvons un même élément, doué des mêmes caractères (fig. 467 et 468 ; fig. 469 et 470, *l*). Il est de forme générale arrondie et incolore ; c'est donc un *globule blanc*. C'est une cellule, car on peut, même à l'état frais, en observer le noyau ; le globule blanc est

donc un *leucocyte* (cellule blanche). C'est un *amibocyte*, car il peut exécuter des mouvements amiboïdes, plus ou moins actifs et plus ou moins faciles à observer suivant les cas, surtout apparents dans les éléments de la lymphe de Grenouille ; grâce à ses mouvements amiboïdes, cet amibocyte peut émigrer au loin, comme nous l'apprendrons plus tard, et mérite aussi le nom de *cellule migratrice*. C'est enfin, selon sa provenance, soit un *globule blanc du sang*, soit une *cellule lymphatique*.

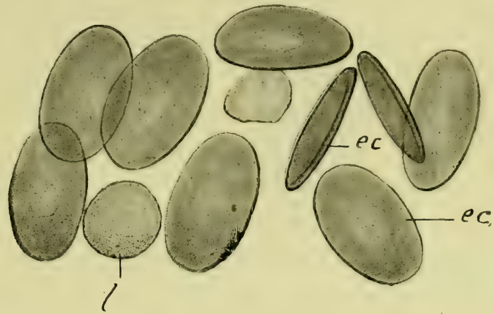


Fig. 469. — *Éléments du sang de la Grenouille* (Rana esculenta L.).

État frais. *ec*, érythrocytes (globules rouges à noyau ; le noyau est une tache centrale plus claire) vus de face et de profil. — *l*, leucocytes. × 370.

Tel est l'élément constant, et par conséquent la forme cellulaire primitive et fondamentale, que présentent ces quatre liquides nourriciers différents.

Dans le sang de l'Écrevisse et dans la lymphe de Grenouille il n'existe pas d'autre élément fondamental que celui que nous venons de nommer ; mais il n'en est pas de même pour le sang de la Grenouille et celui de l'Homme.

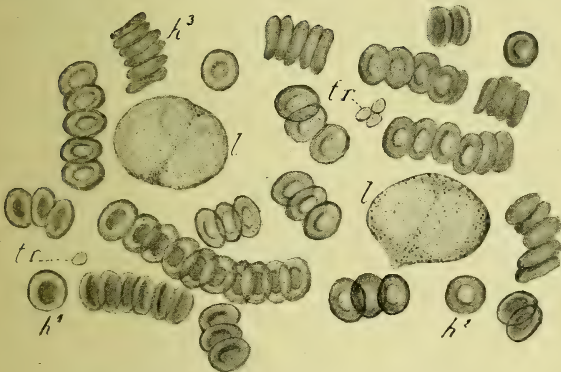


Fig. 470. — *Éléments du sang de l'Homme.*

État frais. *h*, hématies (globules rouges) (h^1, vue de face, objectif relevé ; forme discoïde, centre du disque sombre. — h^2, vue de face, objectif abaissé ; forme discoïde, centre du disque clair. — h^3, vue de profil, forme en biscuit, disque biconcave). — *l*, leucocytes. — *tr*, trombocytes ou plaquettes. × 370.

Le sang de Grenouille (fig. 469) renferme en effet en nombre immense des éléments en forme d'ellipsoïde biconvexe, colorés en jaune. C'est cette coloration, due à la présence d'une matière spéciale, l'*hémoglobine* ou *hématocrystalline*, qui donne au sang vu sous une certaine épaisseur sa couleur rouge caractéristique ; d'où le nom de *globules rouges* sous lequel tout le monde les connaît. Ces globules rouges renferment un noyau elliptique ; ce sont donc des cellules, qu'on peut distinguer des leucocytes sous le nom d'*érythrocytes* (*ec*), préférable à celui de globules rouges parce qu'il est plus précis.

Le sang de l'Homme (fig. 470) renferme pareillement, outre les globules blancs, un nombre énorme de corps en forme de disque biconcave, qui, comme les érythrocytes et pour la même raison, sont colorés en jaune. A la

différence des érythrocytes de Grenouille, ces globules rouges de l'Homme sont dépourvus de noyau apparent ; la dénomination d'érythrocytes ne leur convient donc pas ; on pourra se servir de celle d'*hématies* (*h*).

Ayant reconnu dans le sang et dans la lymphe de divers types ces sortes principales d'éléments, nous pouvons en étudier d'une manière plus approfondie les caractères morphologiques et les propriétés physiologiques.



Fig. 471. — *Éléments du sang (amibocytes) de l'Écrevisse* (Astacus fluviatilis Rond.).

A droite, cellule hyaline ou finement grenue. A gauche, cellule granuleuse. × 300.

Le sang d'une Écrevisse, examiné à l'état vivant en circulation dans une branchie par exemple (fig. 471), laisse distinguer du premier coup deux variétés de cellules amiboïdes. Les unes, dites « cellules hyalines » ou plutôt cellules finement grenues (*Körnchenzellen*), ont un protoplasma homogène ou plutôt légèrement granuleux, dont les fins granules sont « neutrophiles », c'est-à-dire ont une avidité particulière pour les matières colorantes neutres d'aniline. Les autres, « cellules granuleuses » (*Körnerzellen*), ont leur corps cellulaire bourré de gros grains réfringents offrant les caractères de solubilité des matières albuminoïdes du groupe des globulines (Löwit), qui ont la propriété de se colorer par l'éosine et les couleurs d'aniline à fonction acide (fuchsine acide, orange) ; de là le nom d' « éosinophiles » ou d' « acidophiles » qu'on leur donne souvent.

Si l'on prend chez un Ver de terre une goutte de sang ou mieux une goutte du liquide cœlomique contenu dans la cavité générale du corps, on peut y reconnaître des éléments qui ont essentiellement les mêmes caractères que ceux de l'Écrevisse (fig. 472).



Fig. 472. — *Éléments du sang (amibocytes) d'un Ver de terre* (Allolobophora fœtida Sav.).

Liquide cœlomique. *am*, deux amibocytes ordinaires (celui de droite en mouvement). — *ac*, amibocyte acidophile (grossièrement granuleux). — *e*, éléocyte. × 500.

Une goutte du sang d'un Oursin, prise dans le cœlome, l'appareil ambulacraire ou l'appareil lacunaire offre, outre des hématies à hémoglobine, analogues à celles des Mammifères, des amibocytes d'aspect varié. Les uns, incolores, émettent de longs prolongements de forme bizarre ; d'autres ont des pseudopodes lobés, très courts, et sont bourrés de grains colorés en rouge intense par de l'« échinochrome » ; d'autres encore, offrant des pseudopodes lobés, renferment des grains acidophiles (« corpuscules mûriformes »).

Pour ne pas multiplier ces exemples, passons à présent des Invertébrés aux Vertébrés et examinons une goutte de lymphe de la Grenouille (fig. 468). Nous y distinguerons, comme Wharton Jones l'a fait le premier, deux sortes de globules blancs, comparables exactement à celles que nous avons recon-

nues chez l'Ecrevisse. Les uns, pâles et peu visibles sous le microscope, ont un protoplasma homogène ou finement granuleux (« globules finement granuleux »), (*a*) ; l'emploi des réactifs colorants nous montre que leurs granules sont neutrophiles. Les autres (*b*) se font au contraire remarquer par leur protoplasma grossièrement granuleux («globules grossièrement granuleux »), et, après coloration appropriée, par le caractère acidophile de leurs grains.

II. Les globules blancs

A. Caractères morphologiques et classification des globules blancs. — Il ne suffirait pas de constater, pour le sang de la Grenouille et surtout pour celui de l'Homme, les deux sortes de globules blancs décrites ci-dessus. L'étude analytique des globules blancs du sang humain, en effet, pour des raisons faciles à comprendre, a été poussée beaucoup plus loin que celle des autres espèces, par Ehrlich notamment, et les résultats de cette étude ont acquis un degré de précision suffisante pour devenir d'un emploi pratique. Voici les principaux de ces résultats.

Robin, Max Schultze et d'autres entrevirent la distinction de plusieurs espèces leucocytaires et ils ébauchèrent une classification. Ce fut Ehrlich qui donna cette classification. Il soumit les leucocytes à une coloration méthodique par les couleurs d'aniline les plus diverses et chercha dans cette coloration les principes d'une classification rationnelle. Ce furent les granulations dont le corps des leucocytes est le plus souvent rempli qui lui fournirent, par la façon dont elles se comportèrent, tant vis-à-vis des dissolvants et autres agents qu'à l'égard des couleurs d'aniline, les éléments les plus certains de différenciation. De ses recherches, il put en effet conclure à la spécificité des granulations des leucocytes. Successivement furent différenciés les grains et par conséquent aussi les globules blancs basophiles, acidophiles, neutrophiles : catégories fondées sur les colorations différenciatrices obtenues avec les couleurs d'aniline. Bien que le principe même des teintures faites avec ces couleurs nous échappe encore, et qu'on ne sache si la coloration est un phénomène physique ou une action chimique, on peut cependant supposer que les différences de colorabilité des grains correspondent à des propriétés physico-chimiques différentes. On se fait d'ailleurs l'idée suivante de la constitution de la matière colorante et du processus de coloration. Toute couleur d'aniline est considérée comme constituée par un groupe colorant caractéristique, le « chromophore », et par un « auxochrome » basique ou acide ; de là deux groupes de couleurs d'aniline : les couleurs acides et les couleurs basiques, les premières ayant un auxochrome à groupement oxydrile OH, les autres un auxochrome à groupement amidé NH. Ces qualificatifs d'acide et de basique n'indiquent donc pas, de la part des matières colorantes auxquelles on les applique, des réactions acides ou basiques, mais signifient qu'elles possèdent un noyau chromogène à auxochrome ayant une fonction acide ou basique, noyau dont elles ne sont que les sels.

Dans ces conditions, Ehrlich distingua les catégories suivantes de granulations et par suite de leucocytes :

1° Les *granulations acidophiles* ou *oxyphiles* (fuchsinophiles, éosinophiles, etc.) (fig. 473, *a*), capables de fixer les couleurs acides d'aniline (sans doute parce qu'elles renferment dans leur substance certains groupements basiques). Ce sont des grains volumineux ; les leucocytes acidophiles appartiennent à la catégorie des « grossièrement granuleux ». Souvent, notamment chez les Oiseaux, les granulations sont des bâtonnets ou même des aiguilles de forme cristalline. Les leucocytes à granulations acidophiles sont une forme très répandue et existent chez un grand nombre d'espèces animales (Vertébrés et Invertébrés). Le noyau des leucocytes acidophiles est de forme irrégulière ou même fragmenté.

2° Les *granulations basophiles*, qui retiennent (probablement grâce à la présence de groupements acides dans leur substance) les teintures basiques d'aniline (bleu de méthylène, violet de gentiane). Ces granulations sont

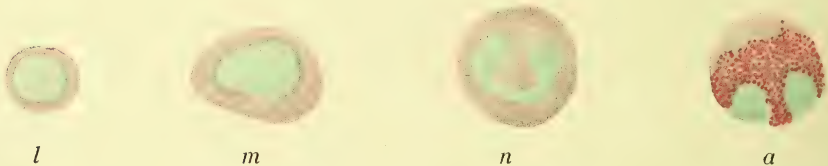


Fig. 473. — *Globules blancs du sang de l'Homme.*

l, lymphocyte. — *m*, mononucléaire. — *n*, neutrophile. — *a*, acidophile. Ces diverses espèces de globules blancs, prises dans des préparations différentes, ont été rassemblées dans un même dessin. × 370.

volumineuses, de forme irrégulière. La coloration qu'elles prennent n'est pas exactement de la nuance de la teinture employée, elle n'en est que dérivée ; par exemple, elle est rougeâtre, après les bleus ; on dit alors qu'il y a « métachromasie ». Les cellules à granulations basophiles du sang sont les mêmes que les cellules nutritives que nous retrouverons dans le tissu conjonctif sous le nom de *Mastzellen* ou « cellules-engrais ».

3° Les *granulations neutrophiles* (fig. 473, *n*), qui n'ont d'élection que pour les couleurs neutres, c'est-à-dire résultant de la combinaison d'une teinture basique et d'une teinture acide. Elles sont très nombreuses et très fines ; les leucocytes qui les renferment font donc partie du groupe des « finement granuleux ». Ces leucocytes se distinguent non seulement par les granulations spécifiques de leur cytoplasme, mais encore par leur noyau très polymorphe, grand, irrégulier, bourgeonnant ou même partagé en plusieurs fragments que relient des filaments ténus ; c'est pourquoi on les a aussi nommés « leucocytes polynucléaires » (fig. 474, *p*).

4° On a voulu encore distinguer sous le nom de granulations « pseudo-éosinophiles » ou « amphophiles » celles qui n'ont qu'une affinité indifférente, à la fois pour les couleurs acides et pour les couleurs basiques.

Ce ne sont pas là les seules variétés de globules blancs qu'on rencontre dans le sang, dans celui de l'Homme spécialement. A côté de ces variétés, qui sont toutes des leucocytes granulés, il en est d'autres qui sont dépour-

vues de granulations. Les uns sont de petits éléments, arrondis, à noyau volumineux, à peu près réguliers ; on les nomme *lymphocytes* à cause de leur origine dans les organes lymphoïdes (fig. 473 et 474, *l*). Les autres sont des cellules de plus grande taille, à protoplasme plus abondant que dans les lymphocytes à noyau régulier ; on leur donne le nom de *leucocytes mononucléaires* (fig. 473 et 474, *m*). Ces deux variétés se distinguent aussi par un double caractère, l'état non granuleux du cytoplasme et la forme régulière du noyau, des variétés précédentes caractérisées par la présence de granulations dans le corps cellulaire et par leur noyau en apparence multiple, en réalité polymorphe. On peut ainsi opposer les uns aux autres : d'abord les leucocytes mononucléaires et les leucocytes polynucléaires, d'autre part les leucocytes granuleux et les non granuleux.

D'après ce qui précède, on distinguera notamment les lymphocytes, les leucocytes mononucléaires, les leucocytes polynucléaires à granulations neutrophiles, acidophiles, basophiles. Voici alors le tableau (imité de Courmont) qui résume la nomenclature et la proportion des variétés de leucocytes dans le sang humain, à l'état normal et dans quelques conditions pathologiques.

			ADULTE NORMAL	ÉTATS PATHOLOGIQUES
I. Leucocytes non granuleux.	1° *Lymphocytes* (petits, moyens et grands).		20 %	
	2° *Mononucléaires* (moyens et gros).....		11 à 12 %	
	3° *Intermédiaires*.........................		1/2 à 2 %	
II. Leucocytes granuleux.	1° *Mononucléaires* ou myélocytes (neutrophiles, basophiles, éosinophiles).....		....	Leucémie, variole, infections, éosinophilie.
	2° *Polynucléaires*	*a*, à granulations acidophiles ou éosinophiles (grossièrement granuleux)................	1 à 3 %	
		b, à granulations amphophiles............		
		c, à granulations basophiles (Mastzellen)...	0,5 %	Leucémie.
		d, à granulations neutrophiles (finement granuleux)...........	65 %	

On comprend de deux façons différentes les relations qui existent entre les deux grandes catégories de leucocytes, granuleux et non granuleux.

Les uns admettent une étroite parenté entre les formes de globules blancs appartenant à ces deux catégories, et la transformation de l'une de ces formes dans une autre. Le point de départ serait le lymphocyte petit et jeune ou « lymphoblaste », lequel deviendrait ensuite lymphocyte proprement dit, puis leucocyte mononucléaire non granuleux, puis cellules intermédiaires, enfin leucocyte granuleux, d'abord à granulations fines ou neutro-

philes, puis à grosses granulations soit acidophiles, soit basophiles ; le leucocyte acidophile ou basophile serait la forme véritablement adulte du leucocyte et marquerait le terme de cette évolution. C'est la doctrine unitaire de Löwit, Gulland, Kanthack, etc., qui, pour avoir été la plus généralement acceptée, n'est pas toutefois sans doute la plus acceptable. Jusqu'à plus ample informé, ce sont les observations faites sur les liens génétiques qui unissent chez les Invertébrés les diverses formes d'éléments du sang, qui sont surtout favorables à cette conception, suivant laquelle nous traçons un peu plus loin le tableau de l'évolution du globule blanc considéré comme élément sécréteur.



Fig. 474. — *Éléments du sang de l'Homme.*
Après fixation et coloration. *h*, hématies ou globules rouges. — *p*, leucocytes polynucléaires neutrophiles. — *l*, lymphocyte. — *m*, leucocyte mononucléaire. × 370.

Dans la seconde opinion, au contraire, les deux catégories de globules blancs, granuleux et non granuleux, sont indépendantes et irréductibles l'une à l'autre (Ehrlich, Denys, Levaditi). Elles forment deux séries de globules blancs d'origine différente : une *série lymphatique* (leucocytes non granuleux), prenant origine dans les organes lymphoïdes et dont le lymphocyte est le point de départ ; une *série médullaire* (leucocytes granuleux) dont les représentants se forment dans la moelle des os.

Le *nombre* des leucocytes du sang de l'Homme est évalué en moyenne à 7.000 par millimètre cube de sang ; chez l'enfant à la naissance, il s'élève à 15.000 ou 20.000. Il varie du reste suivant une série de conditions physiologiques, que nous ne voulons pas passer en revue. L'augmentation numérique des globules blancs constitue l'état désigné sous le nom de *leucocylose*. Celle-ci peut être normale ou pathologique. Elle peut porter uniquement sur une variété de leucocytes, soit les lymphocytes (lymphocytose), soit les éosinophiles (éosinophilie) ou toute autre. Dans des circonstances pathologiques, telles que des états fébriles (fièvre typhoïde par exemple), la leuco-

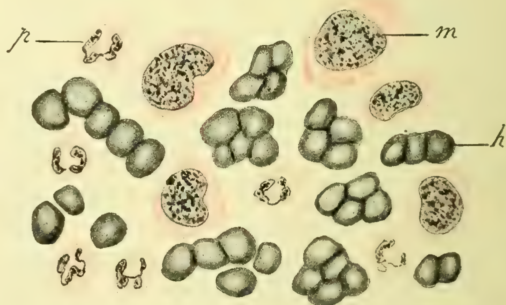


Fig. 475. — *Sang leucémique.*
h, hématies. — *p*, leucocytes polynucléaires neutrophiles. — *m*, leucocytes mononucléaires. × 370.

cytose est précédée d'une diminution numérique des leucocytes du sang (« leucopénie » de Löwit), sans qu'il y ait entre ces deux états successifs la relation causale nécessaire que Löwit voulait y voir.

La *leucémie* ou « leucocythémie » est une maladie caractérisée par cet état du sang, où, non seulement le nombre des leucocytes est considérablement augmenté, mais où le taux leucocytaire du sang normal est troublé, où la formule leucocytaire n'est plus celle qu'indique le tableau ci-dessus. La perturbation tient à la présence dans le sang de leucocytes qui n'y figurent pas à l'état normal. Ces leucocytes surajoutés appartiennent soit à la série médullaire, soit à la série lymphatique. Le sang renferme alors en abondance de gros leucocytes mononucléaires, non granulés ou granulés (fig. 475), qui viennent soit des organes lymphoïdes (» leucémie lymphatique »), soit de



Fig. 476. — *Globule blanc (amibocyte) de la lymphe de Grenouille en mouvement.* Observé de minute en minute. 1-6, six formes successives. × 500.

la moelle des os (« leucémie myélogène ») et sont parvenus dans le sang soit passivement dans le premier cas, soit dans le second cas par leurs mouvements actifs. Dans le cas de leucémie myélogène, la moelle osseuse passe tout entière dans le milieu sanguin (« myélémie »).

B. **Fonctions des globules blancs.** — Jusqu'ici nous avons considéré seulement les caractères morphologiques des globules blancs, et nous n'en avons pour ainsi dire examiné que les cadavres. Mais si nous les observons dans leur propre milieu, en prenant les précautions nécessaires pour qu'ils ne meurent pas, par exemple en maintenant le liquide qui les contient à la température du corps de l'animal, quand il s'agit d'une espèce à sang chaud, telle que l'Homme, nous verrons qu'ils rampent sur le support à la façon d'une Amibe, en émettant puis retirant des prolongements de leur cytoplasme dits prolongements amiboïdes (fig. 476). De là le nom d'amibocytes qui leur convient à tous, à ceux du liquide sanguin de l'Ecrevisse, de la lymphe de Grenouille, du sang de Grenouille et du sang humain, et qui rappelle leur propriété certainement la plus caractéristique. La motilité amiboïde est d'ailleurs plus évidente, parce que le mouvement est plus rapide et plus puissant, et les prolongements plus courts, mais plus forts, dans les amibocytes à grains grossiers acidophiles, qui doivent être choisis de préférence pour cette observation.

Nous sommes maintenant en possession des éléments nécessaires pour comprendre les fonctions des globules blancs du sang et de la lymphe.

Deux propriétés dominantes résument leur fonctionnement. En premier lieu, *le globule blanc sécrète ; c'est une glande unicellulaire mobile.* En second lieu, *il se meut, son protoplasma est amiboïde ; c'est un amibocyte.*

a) *Le globule blanc*, *glande unicellulaire* (*fonction glandulaire*). — Le globule blanc est un élément sécréteur. Le lymphoblaste est la forme jeune encore et imparfaite de cet élément ; le lymphocyte appartient à un stade plus avancé de son évolution, mais dans lequel la fonction sécrétrice n'a pas encore paru. On les nomme « lymphoblaste » et « lymphocyte », parce que, comme nous le verrons plus loin, les globules blancs prennent origine dans des organes appelés « lymphoïdes ». Dans un stade ultérieur, représenté par le leucocyte neutrophile de l'Ecrevisse, de la Grenouille ou de l'Homme, le produit de sécrétion fait son apparition, mais il n'est fait que d'une substance préparatoire de la substance acidophile, qui est le produit définitif.

Ce produit caractérise la forme adulte du globule blanc, le leucocyte acidophile. C'est une matière albuminoïde, du groupe des globulines, qui n'est pas expulsée en nature et sous forme figurée par la cellule productrice, mais qui paraît se dissoudre dans le sang. Telle est l'évolution habituelle des globules blancs, chez presque tous les représentants de la série animale (1).

Mais si les cellules acidophiles sont l'aboutissant ordinaire de cette évolution, elles ne sont pas le seul. Les lymphocytes, pris pour point de départ, en se différenciant dans une autre direction, dans le sens basophile et non plus acidophile, peuvent aboutir, sinon dans le sang de l'Homme, du moins dans les organes, à des cellules basophiles à granulations fines d'abord, puis grossières.

Les globules blancs sont capables de former bien d'autres substances encore, et on peut distinguer une foule de variétés caractérisées par leurs produits de sécrétion. Cette diversité apparaît surtout très grande, si, ne se limitant pas au groupe des Vertébrés, on envisage les éléments du liquide nourricier des Invertébrés. Il y a chez les divers groupes d'Invertébrés, dans le liquide nourricier du cœlome et dans le sang proprement dit, des cellules apparentées aux amibocytes ordinaires, à produits spéciaux et caractéristiques. Tels sont, pour n'en citer qu'un exemple, les « éléocytes », qui, suspendus dans le liquide cœlomique de certains Lumbriciens, donnent à ce liquide un aspect laiteux ; ce sont de grandes cellules immobiles, bourrées de globules de nature encore indéterminée (fig. 472, *e*).

L'évolution du leucocyte accomplie, sa période de vie active, de sécrétion, terminée, il dégénère et se détruit.

En regard de la fonction sécrétrice des globules blancs, il ne faut pas oublier d'inscrire un *rôle excréteur*, que le globule blanc remplit assez

(1) On a vu plus haut (p. 540), que ce schéma, s'il s'applique aux amibocytes de certains Invertébrés, ne peut être appliqué que sous réserve aux globules blancs de l'Homme. Parmi ceux-ci, beaucoup d'hématologistes, se refusant à mettre en une série unique les diverses espèces de globules blancs, en ont fait deux séries dont le point de départ et l'évolution diffèrent.

fréquemment. Les globules des Echinodermes et des Bryozoaires, ceux des vaisseaux des Oligochètes sont des cellules excrétrices flottantes, des reins unicellulaires, qui se chargent des produits de désassimilation de l'organisme.

b) *Le globule blanc en tant qu'amibocyte* (*propriété amiboïde*). — En second lieu le globule blanc est un amibocyte, il se meut. L'amiboïsme et



Fig. 477. — *Amibocytes de la lymphe de Grenouille, chargés de poudre de carmin ayant émigré dans les cellules d'un fragment de moelle de sureau.* × 250.

la motilité des amibocytes ont *deux conséquences* très importantes. C'est, d'une part, l'*incorporation de corps étrangers* ou *phagocytose* ; d'autre part, la *migration* des *amibocytes* à travers tout l'organisme.

Les deux manifestations de la propriété amiboïde, la phagocytose et la migration, peuvent être montrées par une seule expérience qui est classique. Si l'on injecte dans l'espace situé sous la peau du dos, c'est-à-dire dans le sac lymphatique dorsal d'une Grenouille, un liquide tenant en suspension de la poudre de carmin, puis qu'on place dans ce sac lymphatique un petit fragment de moelle de sureau, on trouve au bout d'un certain temps que les cavités cellulaires de la moelle de sureau sont remplies de globules lymphatiques et que ceux-ci sont farcis de granulations de carmin (fig. 477). C'est que ces globules, amibocytes très actifs, ont ingéré les

particules de carmin en suspension dans la lymphe (phagocytose) et ont pénétré ensuite dans la moelle de sureau (migration).

c) *Le globule blanc, phagocyte ; la phagocytose en général.* — α. *Définition et constatation de la phagocytose.* — La phagocytose est une fonction générale de l'organisme, dont METCHNIKOFF surtout a fait ressortir l'importance. Les amibocytes sont les phagocytes les plus répandus et les mieux connus, mais non les seuls, et bien d'autres éléments de l'organisme possèdent la propriété de phagocytose. La question ne doit donc pas être limitée aux amibocytes, mais être étendue à d'autres cellules.

FIG. 478. — *Cellule provenant du pus d'un abcès chez un Cobaye inoculé avec la levure Cryptococcus neoformans ?* Sanfelice, *ayant phagocyté trois cellules de levure.*

n, noyau du phagocyte. — *l*, *l*, *l*, cellules de levure. × 1.000.

Nous nommerons *phagocyte*, avec METCHNIKOFF et CANTACUZÈNE, tout élément cellulaire fixe ou migrateur capable de saisir activement et d'incorporer des particules solides, situées en dehors de lui.

L'expérience classique de la moelle de sureau nous a fourni la preuve indirecte du phénomène. On a fréquemment des preuves semblables, quand on observe, englobés dans les globules blancs, dans les cellules de pus et dans les cellules diverses des tissus, des corps de toutes sortes, des éléments tels que des bactéries, des globules du sang, des cellules de levure, etc. (fig. 478 et 479).

Mais on peut aussi assister directement au phénomène. Une des observations les plus saisissantes qu'on en puisse faire est cette expérience due à DENYS. On se procure des globules blancs en grande abondance en injectant dans la plèvre d'un Lapin 3-4 centimètres cubes d'une culture de staphylocoque sur agar, émulsionnée dans du bouillon et stérilisée. On tue le Lapin le lendemain ; l'exsudat formé, centrifugé, est très riche en globules blancs. Ceux-ci sont recueillis et placés dans le sérum du même Lapin. D'autre part, on prépare une culture de bacilles du foin, vieille de 6 heures seulement. Déposant sur le porte-objet une goutte de sérum avec globules blancs et une goutte de la culture de bacilles du foin, et examinant à une température de 35-40°, on voit les globules incoporer les bacilles, on a directement sous les yeux le phénomène de la phagocytose.



FIG. 479. — *Leucocyte polynucléaire de la Grenouille ayant phagocyté des bactéries.*

Après injection à l'animal de bactéries vulgaires de la putréfaction. × 1.000.

Ce phénomène est très répandu dans la série animale, depuis les Amibes jusqu'à l'Homme. Les Protozoaires (Rhizopodes, Infusoires) le présentent presque constamment ; la plupart d'entre eux sont des phagocytes. Chez les Métazoaires, la phagocytose devient une fonction de l'organisme ; car elle n'est plus une propriété banale de tous les éléments de l'organisme pluricellulaire, mais l'apanage de quelques-uns seulement d'entre eux METCHNIKOFF). Cependant, chez les Métazoaires les plus inférieurs, tels que

les Spongiaires, toutes les cellules ectodermiques aussi bien qu'entodermiques sont encore douées de cette propriété. Puis la fonction phagocytaire disparaît habituellement de l'ectoderme, mais se conserve dans les cellules digestives de l'entoderme (Cœlentérés et d'autres). Enfin, chez les Métazoaires, il n'y a plus guère que les cellules du mésenchyme qui demeurent phagocytes.

β) *Nature des phagocytes et organes phagocytaires.* — Ces phagocytes sont les uns des cellules mobiles, migratrices, les autres des éléments fixes.

Les *cellules migratrices phagocytes* ne sont autres que les amibocytes ou globules blancs. Mais parmi ceux-ci, il y a des variétés dénuées du pouvoir phagocytaire ; d'autres qui ne le possèdent qu'à un faible degré ; d'autres enfin où la phagocytose est très énergique. Les lymphocytes et les lymphoblastes du sang des Vertébrés ne paraissent pas capables de phagocytose ; les globules acidophiles au contraire sont les mieux doués sous ce rapport.

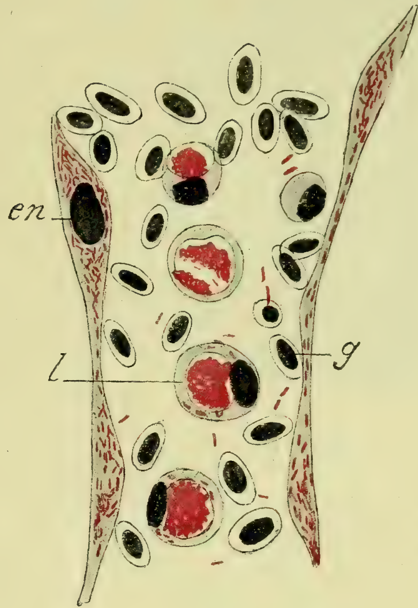


Fig. 480. — *Paroi vasculaire d'une veine du foie du Pigeon dont les cellules endothéliales sont chargés de bacilles du Rouget du Porc phagocytés par elles.*

cn, cellules endothéliales. — *g*, globules rouges. — *l*, leucocytes. D'après Metchnikoff.

Quant aux *phagocytes fixes*, on doit les diviser en deux grands groupes. D'une part, ce sont les *amibocytes fixes*, dont les caractères propres sont le plus souvent les mêmes que ceux des amibocytes libres, mais qui en diffèrent en ce qu'ils sont agglomérés en un organe défini appelé *organe lymphoïde*, qu'on peut qualifier en outre de *phagocytaire*. En second lieu, des *cellules quelconques* de tissu peuvent être douées du pouvoir phagocytaire : tels sont chez les Vertébrés les éléments épithéliaux ou endothéliaux de la paroi vasculaire (fig. 480), ceux du foie et de la rate notamment, les grandes cellules de la moelle des os, dites « myéloplaxes » ou « ostéoclastes », etc. ; chez les Invertébrés, on peut citer l'épithélium de certaines régions des néphridies chez les Annélides et les Sipunculiens, l'épithélium intestinal de certains Turbellariés, etc.

Les *organes phagocytaires* méritent quelques explications. On peut les mettre en évidence par la méthode des injections physiologiques tenant en suspension une poudre fine facile à retrouver, telle que l'encre de Chine ou le carmin, dont les phagocytes s'emparent. Dès qu'on a ouvert un animal ainsi injecté d'encre de Chine, s'il possède des organes phagocytaires, ceux-ci apparaissent nettement colorés en noir.

Les organes phagocytaires sont de forme très variée, et il est impossible



FIG. 481. — Ascaris megalocephala *du Cheval (grandeur nature), ouvert vingt-quatre heures après l'injection intracœlomique de quelques gouttes d'encre de Chine montrant les « organes en bouquet ».*

L'intestin a été sectionné. Les quatre organes en bouquet se voient au niveau des champs latéraux, deux de chaque côté du corps.

d'en donner une description générale, faute de laquelle on devra se contenter de quelques exemples.

Quand on a injecté dans le cœlome d'un Nématode tel que l'Ascaride du Cheval de l'encre de Chine ou une suspension de carmin, on voit au bout de quelques heures apparaître dans la région antérieure du corps quatre corps étoilés et ramifiés, colorés par l'encre ou le carmin (« organes en bouquet » des auteurs) (fig. 481). HAMANN a montré que chacun d'eux était formé par une cellule gigantesque à prolongements longs et rameux, à laquelle il a reconnu un rôle d'excrétion et qu'il a nommée « cellule excrétrice » (fig. 482). Sur les extrémités et les bords des branches de la cellule sont appliquées de petites masses arrondies, que NASSONOW a prouvé être des amibocytes-phagocytes, parce qu'il les a trouvées farcies de carmin et d'encre de Chine (fig. 483).

Il existe chez les Orthoptères de remarquables organes phagocytaires, que KOWALEWSKY a découverts et que l'injection intracœlomique d'encre de Chine permet de mettre aisément en évidence. Chez les Grillons par exemple, ce sont des organes triangulaires au nombre de deux paires, situés dans les premiers anneaux de l'abdomen entre les muscles aliformes du cœur (fig. 484 et 485). Ces organes sont constitués par une masse de

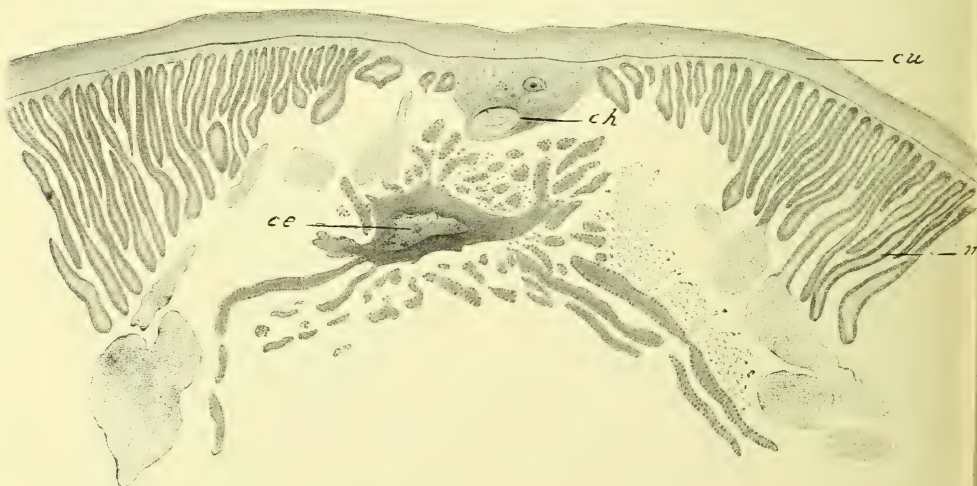


FIG. 482. — *Coupe de la paroi du corps intéressant l' « organe en bouquet » ou cellule excrétrice chez un Ascaride ayant reçu une injection intracœlomique d'encre de Chine.*

cu, cuticule. — *m*, couche musculaire. — *ch*, champ latéral. — *ce*, cellule excrétrice avec ses nombreux prolongements recouverts de petits points. × 100.

cellules identiques aux amibocytes jeunes, qui possèdent les mêmes propriétés physiologiques que les phagocytes libres du sang.

Chez la Paludine, la « glande de l'oreillette » découverte par R. PERRIER n'est autre, selon CUÉNOT, qu'une épaisse nappe lymphoïde, dont les cellules, après injection intracœlomique d'encre de Chine, retiennent les particules d'encre, communiquant à la paroi auriculaire une teinte noir foncé.



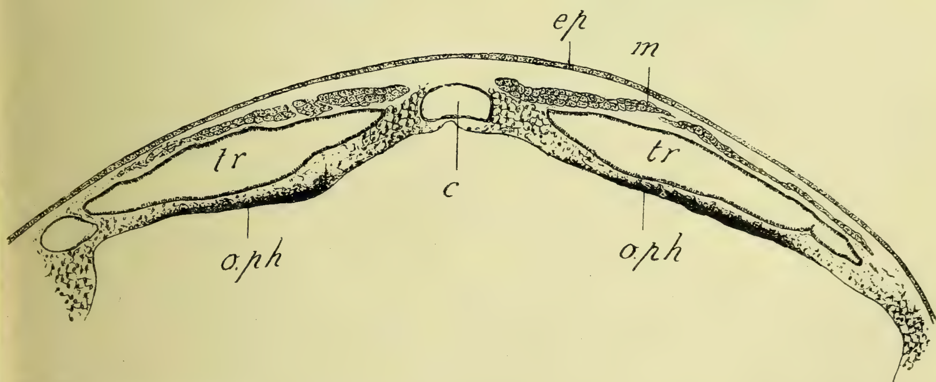
FIG. 483. — *Deux des prolongements de la cellule excrétrice de l'Ascaride.*

Les petits points qu'on voyait dans la figure précédente sur les prolongements cellulaires ne sont autres que des amibocytes chargés d'encre de Chine. × 500.



FIG. 484. — *Abdomen d'un Grillon* (Gryllus campestris L.), *ouvert pour montrer les organes phagocytaires, après injection intracœlomique d'encre de Chine.*

oph, organes phagocytaires. × 2.
D'après CUÉNOT.



FGI. 485. — *Coupe transversale de l'abdomen d'un Grillon* (Gryllus campestris L.) *passant par les organes phagocytaires.*

Un jour après injection intracœlomique d'encre de Chine. — *ep*, épiderme. — *m*, muscles. — *c*, cœur. — *tr*, gros troncs trachéens. — *oph*, organes phagocytaires noircis par l'encre. × 50.

γ) *Conditions de la phagocytose.* — La *phagocytose* est *fonction de*

plusieurs conditions. La nature de l'élément qui doit être phagocyte est une première condition, puisque, nous venons de le voir, quelques cellules de tissu seules sont douées de la faculté de phagocyter et que, parmi les éléments nourriciers, certaines catégories de globules blancs ne la possèdent pas. La nature du corps à phagocyter intervient en second lieu, tant par sa taille que par ses qualités chimiques et physiques.

La *taille de la proie* est évidemment à considérer, et il est clair qu'une proie volumineuse ne peut être avalée que par un phagocyte de grande dimension. On a distingué à cet égard les phagocytes en « macrophages » et « microphages » : les premiers, mangeurs de cellules entières, les seconds qui se contentent de bactéries, de poudres inertes. Il arrive fréquemment que des macrophages se forment par fusion de plusieurs phagocytes en un plasmodium, en une cellule géante multinucléée ; ainsi les zoospores de Myxomycètes se fusionnent en un plasmode phagocyte ; ainsi les cellules entodermiques des Cœlentérés, les cellules intestinales des Turbellariés, se confondraient en un plasmodium gigantesque quand le bol alimentaire a des dimensions considérables ; de la même façon encore, dans les néoplasies telles que les tubercules, la fusion plasmodiale de gros leucocytes mononucléaires appelés « cellules épithélioïdes » donne lieu à une masse symplastique plurinucléée, macrophage central du tubercule, qu'on nomme la « cellule géante ».

Par sa *nature*, le corps à phagocyter exerce sur les phagocytes une attraction ou une répulsion. Certains globules blancs, par exemple des mononucléaires, seront attirés ; d'autres, tels que les polynucléaires, seront repoussés par une même substance, par un même microbe, ainsi que l'ont montré Massart et Bordet, Gabritchevsky et d'autres : ce qu'on exprime en disant que les substances et les microbes exercent sur les phagocytes un chimiotactisme variable, positif ou négatif.

Mais, pour en venir à présent au mécanisme de la phagocytose, nous savons ce qu'est ce chimiotactisme, comment il faut le comprendre, et nous avons vu qu'il est réductible à un phénomène physique (p. 258 et suiv.). L'incorporation, qui fait suite à l'action chimiotactique positive, est rendue possible par l'absence de membrane cellulaire entourant le phagocyte, par l'état pâteux et diffluent du protoplasme facilitant l'émission de pseudopodes. La proie avalée, incorporée, subit ou non une digestion de la part du phagocyte. L'étude de cette digestion, faite par Le Dantec chez les Protozoaires, par Krükenberg pour les Myxomycètes, a montré la formation autour du corps phagocyté d'une vacuole à contenu acide ou peptique. Le fait de la digestion ou non-digestion de la proie entraîne de sérieuses conséquences, quand cette proie est un microorganisme pathogène. Dans le cas de non-digestion, le microorganisme pouvant demeurer vivant dans le phagocyte, celui-ci devient un vecteur de l'agent pathogène et contribue à la généralisation de la maladie infectieuse ; si, au contraire, le microbe est digéré, le phagocyte, destructeur de bactéries pathogènes, devient un préservateur de l'organisme (Metchnikoff). Malheureusement, il n'est pas pratiquement toujours facile de décider si un microorganisme phagocyte est mort ou vivant, et des recherches récentes de Plato disposent à ne se prononcer qu'avec la plus grande réserve.

δ) *Exemples de phagocytose.* — Les nombreux faits de phagocytose actuellement connus peuvent se répartir en deux groupes : ceux de phagocytose normale et ceux de phagocytose pathologique. Voici quelques exemples, des plus importants et des plus intéressants.

Un des faits les plus anciennement connus est celui de l'histolyse larvaire chez les Insectes, découvert par WEISMANN et étudié depuis par KOWALEWSKY, v. REES, etc. Lors du début de la transformation de la larve en nymphe,

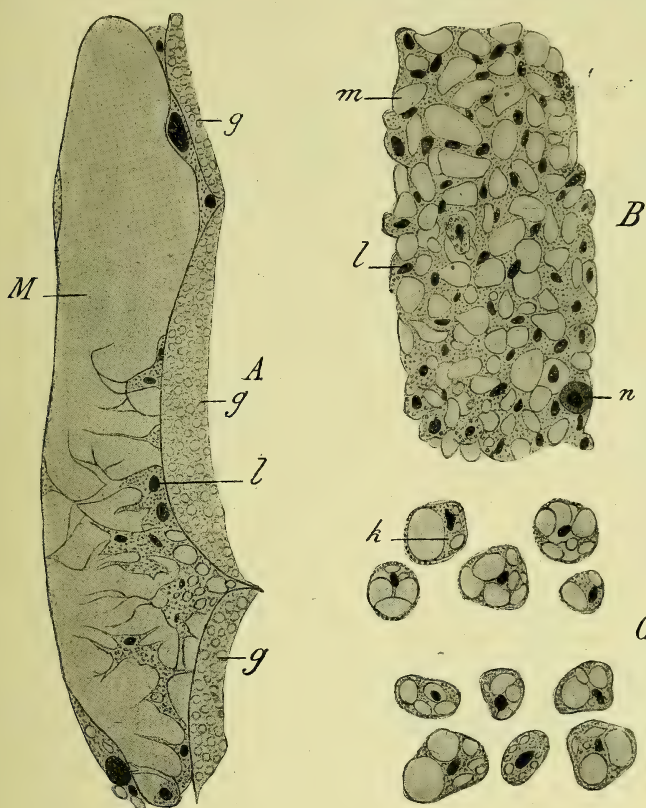


FIG. 486. — *Histolyse musculaire chez une larve d'Insecte* (Calliphora vomitoria L.).
A, coupe transversale d'un muscle M qui, dans sa moitié supérieure, est indemne, tandis que sa moitié inférieure est pénétrée par des leucocytes migrateurs et phagocytes *l*; à côté du muscle, trois cellules graisseuses *g*, représentées partiellement. — B, coupe d'un muscle à un état de désagrégation très avancé ; *m*, fragments musculaires ou sarcolytes ; *l*, noyaux des phagocytes ; *n*, noyau musculaire. — C, sphères granuleuses (*Körnchenkugeln*) *k*, isolées, renfermant chacune plusieurs sarcolytes phagocytés. × 350. D'après VAN REES.

les tissus larvaires baignent dans un plasma très riche en amibocytes, qui se fixent aux divers organes, les attaquent et en phagocytent les éléments. Les muscles, rongés par les phagocytes qui ont pénétré dans ces fibres musculaires, sont fragmentés par eux en petits morceaux ou « sarcolytes », que les phagocytes englobent et digèrent, si bien qu'il n'en reste bientôt plus que des grains ; les amibocytes en sont bourrés et ont été appelés pour cette raison « sphères granuleuses » (*Körnchenkugeln*) (fig. 486). Tour à tour les divers organes, sauf les organes génitaux et les disques imaginaux, sont

détruits par les phagocytes, qui se substituent à leurs éléments. Kowalewsky a vu que la perte de la queue chez les têtards de Tuniciers est due aussi à la phagocytose de ses éléments, des cellules musculaires notamment. De même, d'après Metchnikoff et quelques autres (S. Mayer, Bataillon, Barfurth), c'est à la phagocytose qu'il faut attribuer la destruction des tissus de la queue du têtard de Batraciens, et spécialement celle des muscles ; comme dans les cas précédents, ces muscles, après une période de suractivité nutritive et de prolifération nucléaire, sont envahis par les phagocytes, et se fragmentent en sarcolytes, que les phagocytes englobent et digèrent.

Lorsqu'un nerf est séparé des cellules nerveuses avec lesquelles il a des relations directes, soit par une section artificielle, soit par une lésion, le tronçon périphérique de ce nerf dégénère ; c'est la dégénérescence dite wallérienne. La dégénérescence débute, comme précédemment, par une phase de suractivité, dans le nerf lésé ; les noyaux de la gaine de Schwann prolifèrent, et entrent dans la formation de grandes masses protoplasmiques nucléées, qui vont se comporter comme des phagocytes très énergiques (Ranvier, Stroebe). La myéline se fragmente en boules ou en tronçons (Babinsky) comparables à des sarcolytes, qui sont englobés par les phagocytes issus de la gaine de Schwann.

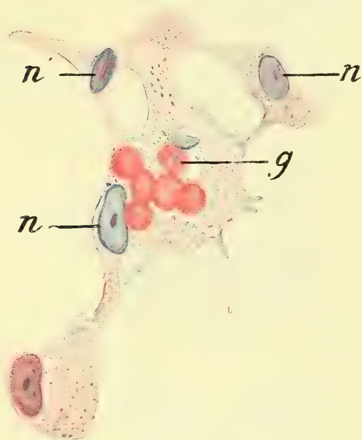


Fig. 487. — *Cellules phagocytes du réticulum d'un ganglion lymphatique d'un* Macacus.

L'une de ces cellules a phagocyté plusieurs globules rouges.— *n*, noyaux des cellules. — *n′*, un noyau en voie de dégénérescence. — *g*, un globule rouge en voie de désintégration. D'après Schumacher. × 1.050.

Les cellules nerveuses vieillies et devenues inutiles sont, elles aussi, la proie de leucocytes qui les ingèrent et en débarrassent l'organisme (Pugnat).

La fixation de l'œuf à la muqueuse utérine chez les Mammifères, premier stade de la formation d'un placenta, s'accomplit au prix d'une phagocytose complète de l'épithélium qui revêt cette muqueuse (Math. Duval, Nolf et d'autres). L'agent de cette phagocytose est un immense plasmode formé par les cellules ectodermiques fusionnées de l'embryon (« ectoplacenta » de Duval).

La phagocytose des éléments du sang est, dans certains organes des Vertébrés et des Invertébrés, un phénomène absolument normal. Chez les Vertébrés, elle s'accomplit surtout dans certains organes, la rate, les ganglions lymphatiques, le placenta et le foie. Les phagocytes de ces divers organes (grands macrophages de la pulpe splénique et éléments endothéliaux des vaisseaux de la rate et du foie, cellules de charpente des ganglions lymphatiques, cellules à glycogène du placenta, cellules hépatiques, etc.), englobent, digèrent et détruisent les hématies, n'en conservant que le pigment qui leur donne le caractère de cellules pigmentées (fig. 487) (Osler, Riess, Schumacher, Maximow, Browicz, etc.).

Les tissus de soutien les plus durs ne sont pas épargnés par les phagocytes. Théel, étudiant l'activité des cellules amiboïdes des Echinodermes, a vu que lors de la transformation du *pluteus*, ces cellules, se comportant en véritables phagocytes, incorporent les corpuscules calcaires des spicules et les transportent à des amas de cellules calcigères qui les sécrètent et les déposent dans un nouveau centre de calcification (fig. 488). Kölliker a donné le nom d' « ostoclastes » à ces cellules géantes (« myéloplaxes » de Robin) qu'on trouve appliquées contre les travées osseuses dans les parties du squelette en voie de développement (voir fig. 126) ; elles rongent et font



Fig. 488. — *Partie postérieure d'un* pluteus d'Echinus militaris Fr. Müller, *montrant la destruction et la reconstitution du calcaire par les amæbocytes.*

Sur le vivant. *a*, *a*, bandes ciliées bordant le contour du corps. — *b*, baguettes calcaires de soutien rompues à leur extrémité. — *b'*, ces extrémités séparées du reste de la baguette et entourées par des amæbocytes. — *c*, groupe de cellules calcifères entourant un spicule calcaire à trois branches qu'elles sont en train de former. — *am*, amæbocytes unis en un réseau par le moyen duquel le calcaire est transporté de *b* en *c*, du lieu de destruction au point de reconstitution. — *e*, estomac du *pluteus*. D'après Hjalmar Théel.

disparaître la substance osseuse dans les points où la production de cette substance a été excessive, et elles contribuent ainsi à donner à l'os sa forme intérieure définitive et parfaite.

Ces exemples, que nous pourrions multiplier beaucoup, suffisent à montrer que la phagocytose est un phénomène très répandu, même si on ne considère que les circonstances normales et qu'on laisse de côté les états pathologiques. Outre les amibocytes, une foule d'espèces cellulaires peuvent se comporter en phagocytes, et il n'est pour ainsi dire pas d'espèces animales où la phagocytose fasse défaut. Aussi Metchnikoff, ainsi que nous l'avons dit, a-t-il élevé ce phénomène au rang de fonction générale. Cette fonction a surtout pour but l'élimination, l'excrétion des corps solides vivants ou inertes, inutiles ou nuisibles, des cellules ou fragments de cellules vieillis ou dégénérés, des microbes pathogènes ; elle débarrasse et préserve l'organisme. La dégénérescence sénile ou mort naturelle de l'animal a son explication, selon Metchnikoff, dans la suprématie des pha-

gocytes, dans l'importance de la fonction phagocytaire ; les phagocytes, conservant leur vigueur plus longtemps que les autres éléments devenus vieux, dévorent ceux-ci et se mettent à leur place. L'inflammation typique et simple, non compliquée de la présence des vaisseaux, celle d'un Protozoaire ou d'un Métazoaire inférieur, c'est-à-dire la réaction de l'organisme vis-à-vis d'un agent irritant, se réduit à un phénomène de phagocytose. Metchnikoff prétend même que la phagocytose suffit à expliquer l'immunité, la résistance d'un organisme à une invasion parasitaire.

On a confondu longtemps avec la phagocytose un phénomène qu'Anglas en a distingué sous le nom de *lyocytose*. Dans la destruction des tissus larvaires, par exemple celle des corps gras, qui accompagne les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille, interviennent des éléments qui, d'après Anglas, ne sont pas des phagocytes, car ils n'englobent rien, mais des lyocytes, qui pénètrent dans les cellules pour les digérer, en provoquent la cytolyse et les transforment en cytolytes ou produits de cellules dissous. La lyocytose est donc à distinguer de la phagocytose ; elle se fait sans englobement du corps à détruire et peut même s'opérer à distance.

d) Le globule blanc, cellule migratrice, et ses migrations. α) *Constatation de la migration.* — Les globules blancs ou amibocytes sont, par définition même, des éléments capables de se déplacer et d'émigrer au loin. On les a appelés *cellules migratrices* ou voyageuses (*wandernde Zellen*). Si l'on admet qu'un amibocyte de l'Homme fait environ 1 millimètre de chemin en deux heures, on pourra se rendre compte qu'en peu de temps il aura pu parcourir des distances relativement considérables et passer d'un point du corps à un autre appartenant à un système de l'économie tout à fait différent. Outre qu'on peut prendre directement cette migration sur le fait, voici plusieurs observations qui en fonrnissent une preuve indirecte, mais sûre. Laissant de côté l'expérience de la moelle de sureau pour en rester aux phénomènes naturels, le fait suivant, observé tout d'abord par Renaut et par Stöhr, est très probant (fig. 489). L'intestin des Mammifères est tapissé par un épithélium cylindrique à fonctions absorbantes semé de cellules muqueuses. Telle est, chez le Lapin, sa constitution au niveau des « villosités », c'est-à-dire de ces hautes papilles qui sont le lieu de prédilection de l'absorption intestinale. Il n'en est plus de même pour l'épithélium qui revêt d'autres saillies de la surface intestinale chez le Lapin ; ces saillies formées, comme on le verra prochainement, par un amas de leucocytes, sont nommées « follicules clos ». A la surface de ces follicules, on ne retrouve plus l'épithélium caractéristique, avec ses cellules cylindriques régulièrement alignées. A sa place, on voit une bordure irrégulière et presque chaotique d'éléments, dont les uns sont enfermés dans des trous, tandis que les autres forment la masse fondamentale où ces trous sont creusés. Que s'est-il donc passé, et comment interpréter cet aspect ? Les leucocytes qui sont accumulés dans le follicule clos, quittant leur lieu d'origine, ont pénétré dans l'épithélium qui revêt le follicule, l'ont disloqué, en ont écarté les cellules, s'y sont creusé des niches qu'ils habitent maintenant, tandis qu'entre ces niches se voient les restes comprimés, déformés et devenus presque méconnaissables, des anciennes cellules épithéliales. — De Bruyne a fait connaître un fait analogue de migration leucocytaire,

dans l'épithélium branchial des Lamellibranches. — Dans tous les tissus enflammés se rencontrent en foule des leucocytes migrateurs qui, sortis des vaisseaux sanguins où ils étaient contenus, et attirés chimiotactiquement ou d'autre façon par les substances particulières déversées au niveau

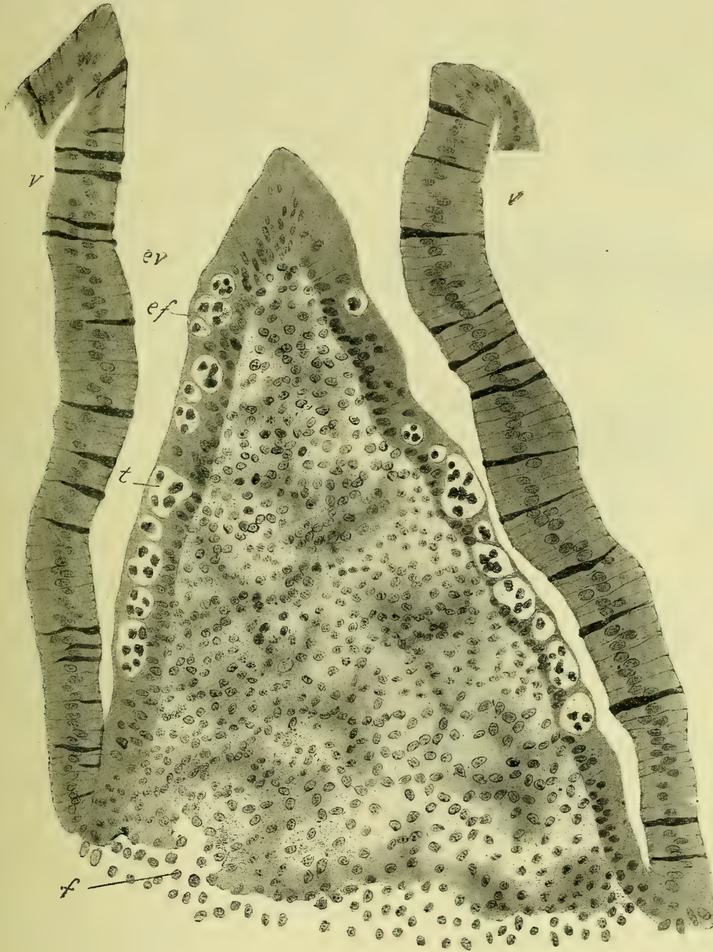


Fig. 489.— *Muqueuse intestinale du Lapin (coupe passant par un follicule clos; migration des leucocytes).*
ev, épithélium ordinaire au niveau des villosités *v*, dont la bordure épithéliale est seule figurée. — *ef*, épithélium qui recouvre les follicules clos ; il est très modifié et creusé de trous *t* habités par des amibocytes. — *f*, follicule clos formé par un amas de leucocytes. × 160.

du foyer d'inflammation, se sont répandus dans le tissu enflammé, cheminant dans tous ses interstices.

β) *Conditions de la migration. Diapédèse.* — Pour que les amibocytes puissent pérégriner ainsi dans tout l'organisme, la première condition c'est qu'ils aient quitté les cavités naturelles où ils sont normalement renfermés, c'est-à-dire le cœlome, les vaisseaux sanguins et lymphatiques chez les Vertébrés. La sortie des globules blancs du sang et de la lymphe hors des vaisseaux

est connue depuis Cohnheim sous le nom de *diapédèse* (fig. 490). C'est le premier stade de la migration. La diapédèse n'est pas un simple phénomène mécanique, comme le voulait d'abord Cohnheim, qui l'attribuait uniquement à l'influence de la pression sanguine, à son augmentation déterminant l'expulsion des globules blancs ; car elle continue sur une Grenouille dont le cœur a cessé de battre. Les recherches de Thoma, v. Recklinghausen, Lavdowsky, etc., ont établi que la diapédèse est un phénomène actif, vital, qui met en jeu les propriétés dites vitales, le chimiotactisme des globules blancs. La première condition en effet pour que la diapédèse puisse se produire est l'irritation du tissu, par un excitant capable de développer les qualités chimiotactiques des leucocytes encore contenus dans les vaisseaux. Dans les circonstances naturelles, l'oxygène, les produits solubles des microbes et tant d'autres substances servent de corps chimiotactique ; dans la réalisation expérimentale de la diapédèse, observée sur le mésentère de la Grenouille, il peut suffire de mettre à l'air le mésentère et de l'irriter par le contact direct avec l'oxygène. Sous l'influence de l'irritant, il se produit par paralysie des nerfs vaso-moteurs une dilatation réflexe des petits vaisseaux, entraînant le ralentissement du cours du sang, qui permet à son tour la formation dans le courant sanguin d'une couche périphérique où le courant est moins rapide, la distribution des leucocytes dans cette couche et leur rapprochement vers la paroi. D'autre part, l'irritant exerce sur les globules blancs une action chimiotactique qui peut être positive et, dans ce cas, les sollicite à sortir du vaisseau. Ici intervient une condition nouvelle de la diapédèse ; c'est la nature des globules blancs. Ceux-ci en effet sont plus ou moins aptes à la diapédèse ; il en est d'actifs et il en est d'inactifs à ce point de vue. Les amibocytes déjà bien développés, ni trop jeunes, ni trop vieux (les polynucléaires neutrophiles disent les uns, les acidophiles selon les autres, les uns et les autres d'après certains auteurs) sont seuls capables de diapédèse, parce que seuls ils sont sensibles aux causes (excitants chimiques par exemple) qui provoquent la diapédèse, et parce que seuls aussi ils ont l'énergie amiboïde nécessaire pour sortir des vaisseaux. Sollicités donc par les substances chimiotactiques, les amibocytes s'engagent à travers la paroi vasculaire (fig. 490), se dirigeant vers la source chimiotactique. Leur pénétration dans la paroi se faisait selon Arnold par des orifices préformés, appelés « stomates » et « stigmates » ; mais outre que Lavdowsky et Ranvier ont nié l'existence de ces orifices, la contractilité des cellules endothéliales, constatée par Stricker, Golubew et d'autres, en écartant ces cellules les unes des autres, produit des trous temporaires suffisants pour livrer passage aux amibocytes.

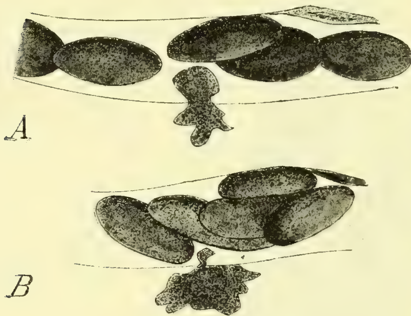


Fig. 490. — *Diapédèse chez un têtard (de Triton ?).* A, premier stade ; l'amibocyte s'engage au travers de la paroi du vaisseau capillaire. — B, deuxième stade ; l'amibocyte est presque tout entier hors du vaisseau. D'après Metchnikoff.

γ) *Destinée des globules blancs migrateurs.* — Quoi qu'il en soit du phénomène de la diapédèse, de ses conditions et des faits de détail, voici donc les amibocytes sortis des vaisseaux, émigrant dans l'organisme. Nous devons à présent nous demander quelle va être leur destinée.

Ils peuvent d'abord, dans des circonstances pathologiques, et quand les conditions ne sont pas favorables pour leur existence, succomber sur place en devenant des globules de pus.

Si les conditions d'existence leur permettent de vivre, ils vont au contraire commencer de longues pérégrinations pendant lesquelles ils exerceront leurs fonctions caractéristiques de cellules glandulaires et de phagocytes. Comme cellules glandulaires, ils fabriqueront ces substances tantôt acidophiles, tantôt basophiles, dont il a été question plus haut et dont la production marque l'apogée du fonctionnement de l'amibocyte. Comme phagocytes ils englobent les corps variés, microbes, poussières, déchets cellulaires, rencontrés sur leur passage et, fonctionnant ainsi comme cellules excrétrices et éliminatrices, ils contribueront largement, comme on l'a vu plus haut, à l'épuration et à la défense de l'organisme. Les amibocytes de l'Huître verte transportent au foie les grains de la matière colorante (marennine) qu'ils ont prise aux cellules épithéliales (Carazzi) ; c'est là une phagocytose assimilatrice. Chez les Sangsues, des amibocytes excrétophores emportent vers la peau, où ils sont attirés par l'oxygène de l'air, les produits de déchet de l'organisme et du pigment et les éliminent à la surface du corps (Graf) ; c'est une phagocytose éliminatrice. Celle-ci est fréquente tout le long du tube digestif des Vertébrés, au niveau des amygdales, de l'œsophage, des follicules clos de l'intestin, de l'appendice iléocæcal, etc. ; dans tous ces points, les amibocytes, chargés des substances inertes ou nocives qu'ils ont englobées, pénètrent dans l'épithélium et tombent dans la cavité intestinale ; c'est une excrétion véritable, le leucocyte tout entier forme le corps excrété. Un autre sort attend certains amibocytes : ils peuvent subir des dégénérescences variées et une régression totale, suivie de leur phagocytose par des leucocytes plus jeunes et plus vigoureux.

Enfin, on doit se poser la question de savoir si en face de ces transformations régressives qui aboutissent à la mort des leucocytes, il ne faut pas inscrire des transformations progressives. Après avoir mené pendant quelque temps une existence nomade, les amibocytes ne peuvent-ils se fixer quelque part et se transformer en d'autres éléments ? Certains auteurs (Ranvier, Arnold, Metchnikoff, Ziegler, Senftleben) ont admis que les globules blancs pourraient ainsi concourir à l'édification de nouvelles parties ou tout au moins à la restauration des anciennes. Arnold, Metchnikoff ont prétendu qu'ils pouvaient se transformer en cellules fixes du tissu conjonctif, et de fait, il n'est presque pas de cellules de ce tissu qu'on n'ait supposées dériver de globules blancs fixés. Leur transformation en cellules endothéliales du péritoine est admise par Ranvier (fig. 492). Plusieurs auteurs auraient même vu les globules blancs s'accumuler autour de corps étrangers naturels ou artificiels (des esquilles osseuses, des chevilles d'ivoire, des fragments de moelle de sureau), déposés dans les diverses cavités de l'organisme, et s'y ordonner en cellules épithélioïdes (fig. 491).

Selon beaucoup d'auteurs, ils prendraient part à la régénération des épithéliums eux-mêmes.

e) *Biologie générale des globules blancs.* — Telle est la biologie des

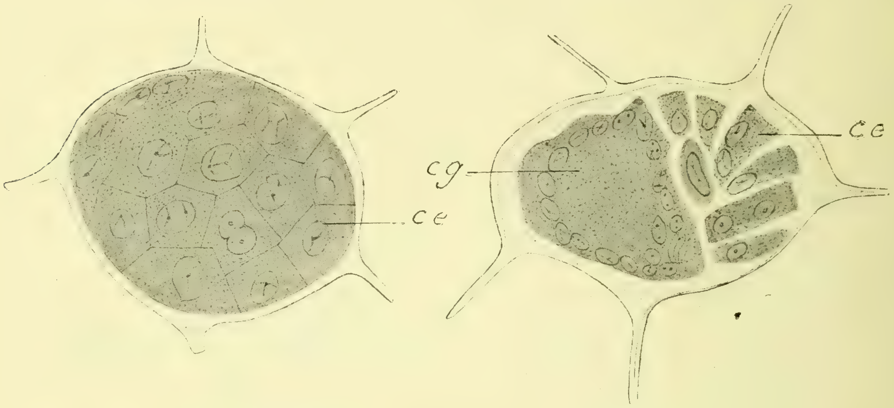


Fig. 491. — *Globules blancs transformés en cellules épithélioïdes.*

Ces globules blancs ont émigré dans un morceau de moelle de sureau déposé dans le sac lymphatique dorsal d'une Grenouille, s'y sont fixés à l'intérieur d'une cavité de la moelle et s'y sont transformés en cellules épithélioïdes *ce* et en une cellule géante *cg*. D'après Arnold.

globules blancs. Leurs manifestations vitales sont l'expression de deux propriétés capitales de ces éléments, la faculté sécrétoire et la propriété amiboïde. Le globule blanc est adulte quand il est en pleine possession de ces deux propriétés. Il parcourt une évolution qui comprend une phase ascen-

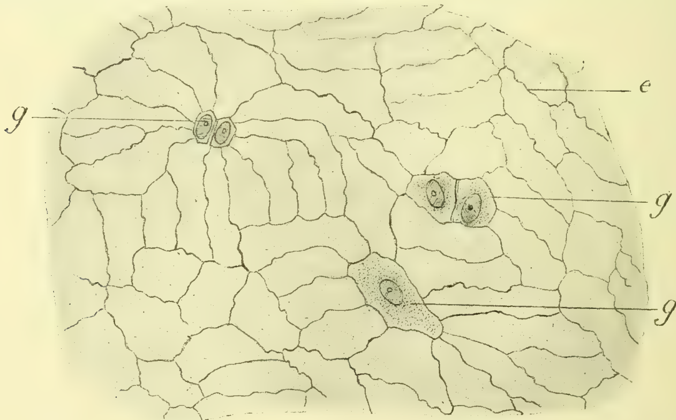


Fig. 492. — *Cellules lymphatiques migratrices fixées sur le mésentère et en train de devenir cellules endothéliales.*

Mésentère de Grenouille imprégné par le nitrate d'argent. *e*, cellule endothéliales ordinaires. — *g*, cellules granuleuses (cellules lymphatiques migratrices). D'après Ranvier. × 300.

dante, où il acquiert peu à peu ces propriétés, un point culminant où il jouit de la plénitude de ses fonctions, une descente ou régression où il perd ces propriétés, dégénère et disparaît. Dans l'étape ascendante, il sécrète un produit qui augmente de plus en plus et se caractérise de mieux en mieux : neutrophile d'abord, puis acidophile ou basophile, il devient phagocyte de plus en plus actif ; d'immobile qu'il était à son premier début, il devient

migrateur. Au summum de son évolution, bourré de produits sécrétés, phagocyte moins avide déjà, il est encore très mobile et, sorti des vaisseaux, erre dans l'organisme. A la période régressive, le globule blanc est frappé d'immobilité et dégénère ; il devient un aliment lui-même et se fait phagocyter par des éléments plus jeunes et plus actifs.

Après cette étude physiologique des globules blancs, une étude de leurs caractères morphologiques (que nous ne ferons pas), l'examen de leur noyau, de leur mode de division, de l'architecture de leur cytoplasme, nous conduirait à trois résultats principaux. Les globules blancs sont des éléments primitifs, comme l'indique le caractère typique de leur structure cytoplasmique (Heidenhain). Ce sont des cellules très polymorphes, comme le montre la composition variable de leur protoplasma, la forme très variée de leur noyau, tantôt simple, tantôt multiple, régulier ou irrégulier (p. 116). Enfin, morphologiquement, ces cellules se distinguent peu de certaines autres cellules, du tissu conjonctif notamment.

Leur rapide évolution, leur incessante mobilité, leur polymorphisme, leur faible différenciation à l'égard des autres éléments en font en quelque sorte des « cellules embryonnaires » de l'organisme adulte, comme les pathologistes ont longtemps nommé les globules blancs. Pour les mêmes raisons et pour leur indépendance relative vis-à-vis de l'organisme qui les contient, on peut les considérer comme des êtres unicellulaires jouissant d'une certaine autonomie dans l'être pluricellulaire qui les porte.

III. Les globules rouges (érythrocytes et hématies)

Dans le sang de la Grenouille, nous avons trouvé, à côté des leucocytes et en nombre immense, une autre catégorie d'éléments, communément connus sous le nom de *globules rouges du sang*, que nous avons appelés *érythrocytes*, c'est-à-dire cellules rouges. Ils diffèrent des globules blancs par leur coloration rouge ou plutôt jaunâtre, qu'ils doivent à la présence d'une matière colorante spéciale, l'hémoglobine.

A. **L'hémoglobine.** — L'*hémoglobine*, substance caractéristique des globules sanguins de tous les Vertébrés, et qui assume une des fonctions importantes du sang, c'est-à-dire la distribution de l'oxygène dans tout l'organisme, est une protéine, c'est-à-dire une combinaison de matière albuminoïde avec une copule spéciale qui est ici l'« hémochromogène ». Le dédoublement de la molécule hémoglobine par des moyens appropriés fournit en effet, à côté d'une petite quantité d'acides gras et d'autres substances organiques mal connues jusqu'à présent, deux constituants principaux. L'un des ces constituants est un albuminoïde incolore, de nature spéciale, la *globine*, qu'on a d'abord rapproché des globulines, mais que certaines propriétés tendraient à faire ranger aujourd'hui dans le groupe des histones. L'autre constituant, auquel est due toute la coloration de l'hémoglobine, est un corps ferrugineux moins complexe, l'*hémochromogène* $C^{32}H^{32}Az^4FeO^2$, dont la molécule est, comme on le voit, beaucoup plus petite.

Mais il faut, pour éviter toute confusion, établir une distinction capitale, qui expliquera le rôle physiologique des globules rouges. L'hémoglo-

bine proprement dite est une matière colorante pourprée, dichroïque, sombre, à reflets verdâtres, telle qu'on la trouve en quantité moyenne dans le sang veineux et presque exclusivement dans le sang asphyxique. C'est elle dont le dédoublement peut fournir l'hémochromogène, à la condition expresse d'opérer à l'abri de l'air. Dès que l'hémoglobine se trouve au contact de l'oxygène, elle fixe en effet, avec une grande avidité, une molécule O^2 de ce gaz pour une molécule d'hémoglobine : elle se transforme en *oxyhémoglobine*, dont la couleur rouge vermeil est celle du sang artériel, où l'oxyhémoglobine se rencontre seule, tandis qu'elle est en partie réduite dans le sang veineux qui a baigné les tissus.

Si l'oxyhémoglobine est démembrée à son tour, elle donne toujours la même globine, mais la copule ferrugineuse et colorée est cette fois l'*hématine* $C^{32}H^{32}Az^4FeO^4$, dérivant de l'hémochromogène comme l'oxyhémoglobine dérive de l'hémoglobine, c'est-à-dire par addition d'une molécule d'oxygène. C'est pourquoi les manipulations ordinaires, où c'est l'oxyhémoglobine que l'on dédouble, fournissent l'hématine, mais l'action des réducteurs, qui ramène l'oxyhémoglobine à l'état d'hémoglobine, transforme aussi instantanément l'hématine en hématine réduite ou hémochromogène.

Il est fort probable que c'est l'atome de fer de l'hémochromogène qui fixe les deux atomes d'oxygène en question, et qui est en définitive la partie active de l'hémoglobine. Il y a un peu moins de 4 grammes de fer dans 1 kilogramme d'hémoglobine. Quoi qu'il en soit, la fonction des globules rouges se ramène en somme à l'oxydation et à la réduction de l'hémochromogène; dans le poumon l'hémochromogène du globule absorbe deux atomes d'oxygène; puis, entraîné par la circulation, il arrive au voisinage d'un tissu, où les oxydases lui enlèvent cet oxygène pour le fixer sur les produits de dédoublement des albuminoïdes rejetés par les cellules à leur périphérie. Le globule peut alors fixer une molécule de CO^2 en combinaison très dissociable, acide carbonique qui s'échappe dès que la combinaison arrive en présence de l'atmosphère des poumons et se trouve remplacé par de l'oxygène : le cycle recommence.

Dans tout ce cycle, l'hémochromogène est porté à l'état de combinaison avec la globine à l'état d'hémoglobine. Cette hémoglobine est-elle réellement libre elle-même ? La partie rouge du globule sanguin, abstraction faite du noyau ou de ses vestiges, n'est pas constituée uniquement par l'hémoglobine : celle-ci est fixée sur un stroma incolore, de nature albuminoïde, mêlé d'un peu de lécithines et de cholestérines, imbibé d'eau et de sels. Y a-t-il simple mélange ou combinaison réelle ? Certains indices avaient conduit Hoppe-Seyler à penser que l'hémoglobine existait à l'état naturel, sous forme combinée au stroma, formant ainsi ce qu'il appelait la *phlébine* (hémoglobine + stroma, du sang veineux) et l'*artérine* (oxyhémoglobine + stroma, du sang artériel). Les documents que l'on possède sont insuffisants pour trancher la question : peut-être l'artérine et la phlébine sont-elles la vraie forme vivante des couleurs du sang ?

Quoi qu'il en soit, le globule rouge ne cède son hémoglobine ou son oxyhémoglobine que s'il se trouve plongé dans l'eau pure ou tout au moins dans une solution saline de concentration moléculaire inférieure à celle qui serait isotonique au globule, solution dont la pression osmotique serait

plus faible que celle du sérum sanguin. Une solution renfermant par litre 9 grammes de chlorure de sodium est à peu près isotonique aux hématies, qui ne s'y trouvent pas déformées et ne perdent pas leur couleur. Mais dès que la proportion d'eau augmente, on voit cette couleur s'extravaser du globule, soit que l'eau ait dissocié la combinaison artérine, soit plus simplement que l'inégalité des pressions osmotiques ait permis la diffusion des substances dissoutes dans le globule. On dit alors que le sang est *laqué*. Diverses substances, telles que les acides ou sels biliaires, l'éther, etc., favorisent la dissolution de l'oxyhémoglobine : chez certaines espèces animales (Cobaye, Rat, Écureuil, Cheval, etc.,), la solution cristallise facilement, ce qu'on peut constater en plaçant une goutte de sang et une goutte d'éther sur un porte-objet de microscope et en les recouvrant d'une lamelle.

Mais ces cristaux d'oxyhémoglobine ne sont pas identiques, suivant le sang qui les a fournis. Ce fait, joint à beaucoup d'autres, tels que de légères variations dans la teneur en fer, etc., permet de croire qu'il n'existe pas *une* hémoglobine, mais bien une série, une grande *famille* d'hémoglobines, distinctes, toutes proches parentes et possédant les mêmes propriétés essentielles, mais différant par leurs propriétés secondaires chez les diverses espèces animales. Certains auteurs ont même pensé que le sang d'une même espèce, d'un même individu, pourrait contenir un mélange de plusieurs hémoglobines.

Il ne saurait être question ici de s'étendre sur les propriétés chimiques de l'hémoglobine, ni sur sa recherche, soit par la formation classique des cristaux microscopiques de chlorhydrate d'hématine (hémine, cristaux de Teichmann), soit par l'analyse spectrale. Rappelons toutefois que l'oxyhémoglobine donne deux bandes d'absorption très nettes, placées entre les raies E et D, bandes que les réducteurs transforment en une bande unique intermédiaire (bande de Stokes, due à l'hémoglobine). Le spectre est si net que les solutions le manifestent jusqu'à une dilution considérable, et qu'il suffit de quelques globules pour le montrer : aussi a-t-on pu construire de petits instruments spéciaux dits *microspectroscopes*, que l'on adapte sur un microscope, et qui peuvent rendre des services même dans les études histologiques.

La matière colorante du sang n'est point dénuée d'importance en ce qui concerne les matières colorantes des organismes en général. L'hématine perd facilement son fer pour donner l'*hématoporphyrine* $C^{32}H^{36}Az^{4}O^{6}$, isomère de la bilirubine. Les cristaux orangés que l'on trouve souvent dans les vieux foyers hémorragiques, et que Virchow a dénommés *hématoïdine*, passent pour identiques à cette même bilirubine. Les matières colorantes de la bile, des urines, des divers tissus, sont très voisines, au point de vue chimique, des couleurs du sang : elles en dérivent peut-être.

L'hémoglobine ne semble d'ailleurs pas exclusivement réservée aux Vertébrés ; on l'a signalée dans certains autres groupes. Il ne s'agissait pas, probablement, d'hémoglobines rigoureusement identiques à celles des Vertébrés, qui ne le sont pas d'ailleurs entre elles, mais au moins de substances très voisines. De plus, divers animaux possèdent des protéides particulières où la présence d'un métal permet un transport d'oxygène analogue à celui des Vertébrés. Par exemple, le sang des Sipunculiens contient de nombreuses cel-

lules, chargées d'une *hémérythrine* très riche en fer, incolore à l'état réduit, mais qui devient d'un beau rose en se chargeant d'oxygène. L'hémolymphe des Mollusques contient à l'état dissout des *hémocyanines*, incolores à l'état réduit et d'un très beau bleu après oxydation : le métal actif est ici le cuivre. On a pu extraire du sang de Poulpe, en quantité notable, une hémocyanine parfaitement cristallisée.

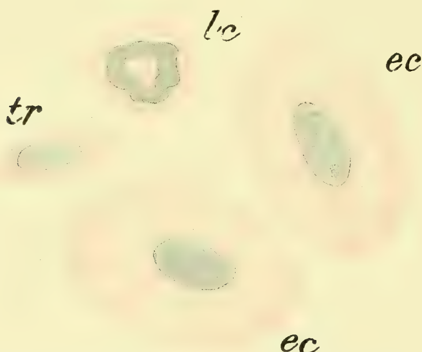


Fig. 493. — *Éléments du sang de la Grenouille* (Rana esculenta L.).

Après fixation et coloration. *ec*, érythrocytes ou globules rouges. — *lc*, leucocytes. — *tr*, trombocytes (hématoblastes ou plaquettes). × 500.

B. **Caractères morphologiques des globules rouges.** — Comme les leucocytes, les *érythrocytes* sont de véritables cellules et méritent le nom que nous leur avons donné. Ils contiennent en effet un noyau structuré, un cytoplasme renfermant un centrosome (Bremer), sont entourés d'une membrane délicate (fig. 493). Leur taille, déjà assez grande chez la Grenouille, devient bien plus considérable encore chez les Amphibiens Urodèles, comme le Protée, où ils atteignent un diamètre de 125 μ.

Les mêmes érythrocytes se retrouveraient dans le sang des Poissons, des Reptiles, des Oiseaux. Il en serait de même si l'on examinait le sang d'un embryon de Mammifère (fig. 494). Le résultat serait encore le même si, chez un Mammifère adulte, l'examen portait sur le sang de certains organes, tels que la moelle des os, qu'on appelle « organes hématopoiétiques », et qui, comme nous le verrons tout à l'heure, sont des lieux de production de globules rouges nouveaux.

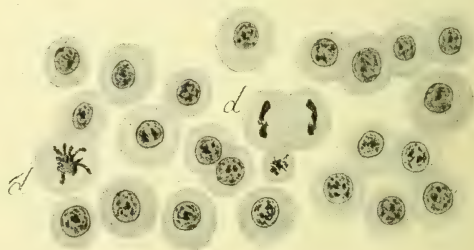


Fig. 494. — *Éléments du sang (érythrocytes) d'un embryon de Lapin du 9e jour.*

Pris dans l'aorte. *d, d*, érythrocytes en division. × 500.

Mais si nous examinons le sang circulant dans les vaisseaux, chez un Mammifère adulte, ce ne sont plus ces cellules rouges, ces érythrocytes que nous trouvons. A leur place nous verrons un nombre immense de corps en forme de disques biconcaves, appelés aussi globules rouges du sang, ou mieux *hématies*, « disques sanguins » (fig. 495, *h*). Comme les précédents, ils sont colorés par l'hémoglobine en jaune. Mais ils se distinguent des érythrocytes parce qu'ils n'ont pas la nature cellulaire et paraissent privés de noyau. Revenons, après les avoir caractérisés brièvement, sur leurs principaux caractères, en prenant comme exemple les hématies de l'Homme, qui sont le mieux connues.

Le nombre des hématies est immense ; mais si grand qu'il soit, il n'est pas difficile cependant de procéder à leur numération. Le dénombrement de ces globules dans le sang serait impossible, sans un artifice qui le facilite singulièrement. Il consiste à diluer le sang avec un liquide appelé sérum artificiel, qui, étant une solution saline à peu près isotonique au plasma sanguin où les globules sont suspendus, ne peut altérer ces derniers. Dans ce sang dilué, les globules sont devenus naturellement plus rares, et il devient possible de es compter à l'aide d'un quadrillage (fig. 496). On n'a plus alors qu'à multiplier le nombre trouvé par le dénominateur du titre de la solution pour avoir le nombre réel de globules sanguins existant dans un volume de sang donné. Tel est le principe de toutes les méthodes de numération des globules rouges du sang. Les numérations de HAYEM, VIERORDT ont évalué, chez l'Homme, le nombre normal des globules de 4 à 5.000.000 par millimètre cube. Ce nombre énorme est susceptible de varier beaucoup et notamment de s'abaisser dans des états pathologiques ; certaines anémies graves le font tomber jusqu'à 3.000.000, chiffre au-dessous duquel la vie n'est plus possible. Au contraire de cette « hypoglobulie », il peut y avoir « hyperglobulie », sous l'influence du séjour dans les pays chauds ou à des altitudes considérables. Il est intéressant de noter que si l'on compare entre eux les globules sanguins de diverses espèces animales, et surtout si l'on fait entrer dans la comparaison non seulement les hématies, mais encore les érythrocytes, on s'aperçoit que le nombre des globules rouges du sang est d'autant plus considérable que ces globules sont plus petits, chez la Grenouille, dont les érythrocytes sont

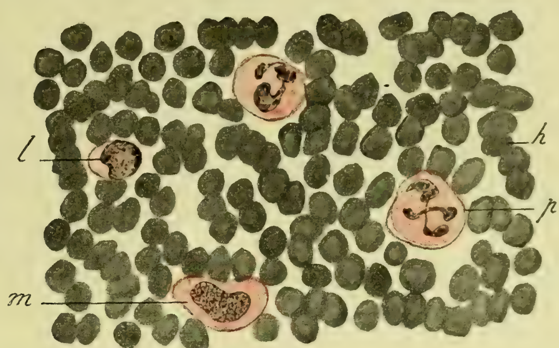
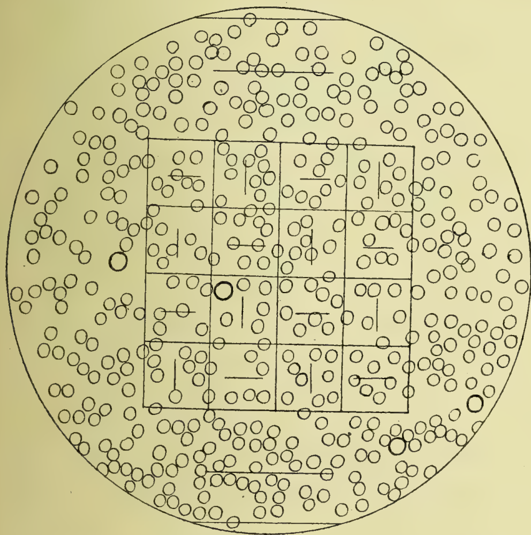


FIG. 495. — *Éléments du sang de l'Homme.*
Après fixation et coloration. *h*, hématies ou globules rouges. — *p*, leucocyte polynucléaire. — *m*, leucocyte mononucléaire. — *l*. lymphocyte. × 370.


FIG. 496 — *Numération des globules rouges du sang.*

bien plus gros, mais aussi bien moins nombreux que ne le sont les hématies chez l'Homme ou la Chèvre. Il en résulte que la surface totale des globules sanguins, qui est en somme la surface oxydable, est bien plus considérable dans les espèces animales dont les globules sont de taille minime. On comprend l'influence que l'étendue de la surface des échanges chimiques a sur l'énergie produite et sur la chaleur animale.

La *taille* des globules rouges (en comprenant dans cette dénomination les érythrocytes et les hématies) varie beaucoup, les érythrocytes étant plus volumineux que les hématies. Tandis que les érythrocytes géants du Protée atteignent 125 μ de diamètre, les hématies de l'Homme ne mesurent que de 7 à 9 μ, et chez d'autres Mammifères elles sont encore plus petites. Il y a du reste, selon l'état de maladie ou de santé et selon l'âge, des variations importantes qu'Hayem et ses élèves ont surtout étudiées. On peut dire que le sang des nouveau-nés et des animaux jeunes est caractérisé par la taille très inégale de ses globules, les uns nains (« microcytes ») ; les autres géants (« macrocytes ») ; il y a de même un nanisme et un gigantisme globulaire (« microcythémie » et « macrocythémie ») dans certains états pathologiques, comme les anémies. Le sang de l'adulte bien portant se caractérise au contraire par la taille très régulièrement égale de ses globules : régularité qui est tout à fait remarquable et est à son tour un caractère des éléments du sang, comparé à d'autres tissus.

Les globules rouges du sang ont en général chez les Mammifères la forme de disques biconcaves, comme on peut s'en rendre compte en les examinant successivement de face et de profil (fig. 495). On a même vu, chez les Cyclostomes et même chez les Mammifères, des globules caliciformes, offrant une fossette en forme de cratère (Gage, Dekhuyzen). La forme des hématies est quelque peu variable ; l'état qualifié de « pœcilocytose », où les hématies sont de forme irrégulière et variée, s'observe chez les animaux jeunes, et dans les anémies graves. Elle change aussi, parce que le globule rouge est formé d'une substance très ductile en même temps que visqueuse. Sa ductilité permet au globule de s'étirer et de se déformer, pour passer dans des vaisseaux très resserrés d'un calibre moindre que son diamètre. Leur viscosité permet aux globules de s'agglutiner et par suite de se déformer ; de là ces amas de globules sanguins en forme de piles de monnaie, sur la production desquels on ne s'est pas encore bien expliqué. Comme la taille des globules, leur forme, malgré ces causes de déformation, est encore remarquable par sa constance dans une espèce animale donnée et chez un certain individu : constance sur laquelle il convient de rappeler l'attention, car elle est peu habituelle dans les éléments cellulaires, si même on la retrouve ailleurs que dans les globules du sang. Cette forme fixe, la même pour tous les globules, est, de plus, régulièrement géométrique, d'une régularité sans exemple non plus parmi les autres cellules de l'organisme animal.

La raison de cette intéressante particularité est sans doute l'état de libre suspension des globules rouges, qui, n'ayant pas comme les autres cellules de l'organisme, de liaisons mécaniques avec leurs voisins, peuvent obéir en toute liberté aux conditions d'équilibre déterminées par l'ensemble des forces auxquelles ils sont soumis : tension superficielle, pressions osmo-

tiques, variations de ces forces elles-mêmes au cours des échanges chimiques, etc. Ce qui est tout à fait remarquable, c'est que, non seulement l'équilibre est assez stable pour ne pas laisser au globule un amæbisme sensible, mais surtout c'est la forme caractéristique de la surface qui répond à l'équilibre de toutes ces forces, surface d'un ordre plus élevé que la sphère qu'une prévision trop simpliste aurait pu s'attendre à rencontrer. Les documents nous manquent aujourd'hui pour expliquer cette surface : bornons-nous à signaler l'intérêt qui s'attache à cette constatation.

La *coloration* jaune pâle des globules rouges du sang varie aussi, et avec elle la teinte générale du sang, puisque celle-ci n'est due qu'à la couleur des globules. Ces variations de coloration, qui sont surtout pathologiques, ont fixé l'attention des médecins.

Nous arrivons enfin à l'intéressante question de la *valeur cytologique* du globule rouge des Mammifères ou hématie.

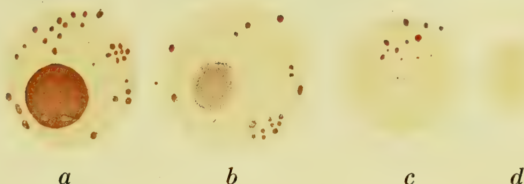


Fig. 497. — *Transformation des globules rouges embryonnaires en hématies.*

Fœtus de Souris. *a*, globule rouge géant (gigantoblaste), avec noyau et corps colorables dans le cytoplasme. — *b*, globule rouge géant (gigantoblaste) ne renfermant plus qu'une trace du noyau. — *c*, globule rouge sans noyau. — *d*, hématie de la Souris adulte. × 500. D'après Israel et Pappenheim

Nous avons vu que les globules rouges des Amphibiens, des Poissons, etc., ceux des embryons des Mammifères, et nombre de ceux des organes hématopoiétiques chez les Mammifères adultes étaient des érythrocytes, c'est-à dire de véritables cellules. Il n'en est plus de même pour les hématies, qu'on avait jusqu'en ces derniers temps séparées nettement des globules rouges à noyau, des érythrocytes, jusqu'à n'en plus faire qu'un simple composé organique (Beale). Quelques auteurs cependant, tels Boettcher, Sappey, Petrone prétendaient avoir décelé par certains procédés la présence d'un noyau dans l'hématie du Mammifère ; mais on ne crut guère à cette trouvaille, et des objections de toute sorte leur furent faites. Ce n'est que récemment que plusieurs histologistes remirent en honneur la constitution nucléaire de l'hématie. Ils rajeunirent une ancienne distinction que Brücke avait jadis faite dans le corps globulaire entre le « zooïde » ou masse centrale et l' « oikoïde » ou couche corticale, et admirent aussi la différenciation dans le globule de deux parties, dont l'une, « corps central » (*Innenkörper*), « nucléoïde » de Lavdowsky, est plus ou moins distincte, d'une structure plus ou moins évidente, pouvant être vaguement réticulée et même colorable, et, dans le cas où elle est le plus différenciée, rappelant tout à fait un noyau. De plus, par l'emploi des teintures, on réussit à mettre en évidence, dans le corps globulaire, des débris granuleux spécifiquement colorables (Israel et Pappenheim) (fig. 497). Tout cela semble indiquer que l'hématie des Mammifères n'est pas un simple disque sanguin, une sorte de concrétion hémoglobique, comme on l'a longtemps admis, mais qu'elle offre des vestiges de constitution cellulaire et a la valeur d'une cellule profondément transformée. L'étude de la genèse de ces hématies nous con-

firmera dans cette opinion. Les hématies, ou globules rouges dépourvus de noyau directement apparent, ne se rencontrent pas chez les Vertébrés seuls. Beaucoup d'Invertébrés offrent aussi des hématies à hémoglobine et sans noyau ; tels sont les Echinodermes (Fœttinger, Cuénot), les Echiuriens (Rietsch), certaines Annélides comme les Capitellidés (Claparède).

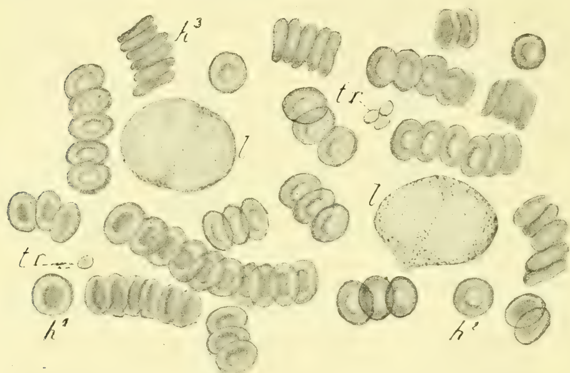


Fig. 498. — *Éléments du sang de l'Homme, plaquettes ou trombocytes.*

h, hématies (globules rouges) (h^1, hématie vue de face, objectif relevé ; h^2, hématie vue de face, objectif abaissé ; h^3, hématie vue de profil). — *l*, leucocytes. — *tr*, trombocytes ou plaquettes. × 370.

IV. Les plaquettes et les trombocytes, la fibrine et la coagulation du sang.

Chez les Vertébrés, les amibocytes et les globules rouges ne sont pas les seuls éléments figurés qui circulent dans le sang. On peut, par l'examen à l'état frais et mieux encore par la préparation suivante, constater, dans le sang de l'Homme par exemple, la présence d'un nouvel élément. Une petite goutte de sang, obtenue par piqûre du doigt, est disposée sur le porte-objet, et immédiatement mélangée à une goutte d'acide osmique ; puis on lave à grande eau, pour entraîner ainsi la majeure partie des globules rouges ; enfin on colore par du violet de méthyle et on examine. On voit alors, à côté des globules blancs et de quelques globules rouges non entraînés par le lavage, de très petits éléments arrondis, ou plutôt discoïdes, légèrement colorés par le violet. Ce sont ces éléments que Hayem et Bizzozero ont découverts dans le sang, Bizzozero dans le sang circulant lui-même, et que le premier a nommés *hématoblastes*, et le second *plaquettes du sang* (*Blutplättchen*) (fig. 498). La propriété la plus caractéristique de ces éléments, c'est leur facile agglomération ; ils se collent les uns aux autres en formant des masses mûriformes ; ils se fixent au support (par exemple au porte-objet) et y adhèrent si fortement qu'un courant d'eau ne peut les en détacher.

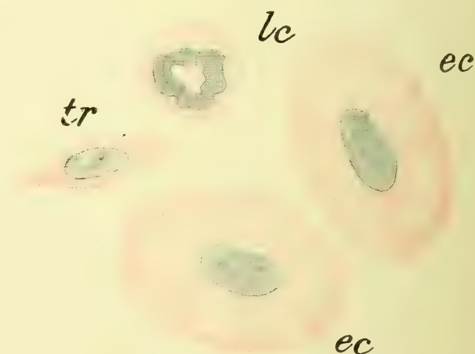


Fig. 499. — *Éléments du sang de la Grenouille* (Rana temporaria L.), *trombocytes ou plaquettes.*

Grenouille anémiée par amputation de la patte ; sang examiné 6 jours après l'opération. — *ec*, érythrocytes. — *tr*, trombocyte. — *lc*, leucocyte. × 500.

Il y a, dans le sang à érythrocytes des Ichthyopsidés et des Sauropsidés, un élément comparable à la plaquette des Mammifères. Déjà connu de Vulpian, cet élément se présente, chez la Grenouille par exemple, comme une cellule lancéolée, fusiforme (fig. 499), qu'on a nommée aussi hématoblaste, plaquette, et à laquelle Dekhuyzen et Giglio-Tos ont donné, pour les raisons qu'on va voir, le nom bien plus significatif de *trombocyte*. Comme la plaquette, le trombocyte se caractérise par son adhésivité très grande.

Quelles sont maintenant la valeur morphologique et la signification physiologique de ces éléments singuliers?

Sur la plaquette du sang à érythrocytes, il n'y a pas de discussion ; il s'agit bien chez les Ichthyopsidés et les Sauropsidés d'une cellule véritable ; leur trombocyte correspond à l'érythrocyte. Mais on a interprété de façons bien différentes la valeur morphologique des plaquettes des Mammifères. Malgré l'observation positive de Bizzozero, qui les avait vues circuler dans le sang, plusieurs hématologistes se sont ensuite refusés à les considérer comme des éléments persistants, quelques-uns, tels Wlassow et Maximow, les faisant provenir du corps interne ou nucléoïde des globules rouges. D'après l'opinion classique, les plaquettes sont réellement des éléments préformés dans le sang ; mais ces éléments, pas plus que les hématies, ne sont pas des cellules, bien qu'on ait signalé en eux, comme dans les hématies, des particularités de structure, entre autres l'existence de deux zones, centrale et périphérique, dont la première pourrait bien être le vestige d'un noyau. Dans ces derniers temps, la question a reçu une nouvelle solution, et la plaquette est encore montée d'un échelon en dignité morphologique, car elle est devenue une cellule véritable ; l'existence du noyau de la plaquette, entrevue par Hayem, a été prouvée par Deetjen, Dekhuyzen, v. Kopsch, de sorte que la plaquette des Mammifères et celle des autres Vertébrés ne paraissent différer essentiellement en rien.

Quant à la fonction des plaquettes, elle n'est pas encore définitivement établie. Mais il semble acquis que les plaquettes de tous les Vertébrés, de valeur morphologique semblable, jouent aussi un rôle physiologique identique, en intervenant dans la coagulation du sang ; d'où le nom très convenable de trombocytes, que Dekhuyzen et Giglio-Tos leur ont donné.

Hayem en avait fait des hématoblastes, c'est-à-dire de très jeunes hématies, servant à la rénovation du sang ; il se fondait sur ce que le nombre normal des hématoblastes (250.000 par millimètre cube chez l'Homme) augmente lors d'une « crise hématique », c'est-à-dire d'une régénération brusque du sang succédant à la perte ou à la destruction d'un grand nombre des globules rouges causée par une hémorragie ou une affection fébrile. Bizzozero nia cette fonction formatrice et attribua à ces éléments (comme le fit aussi Hayem et comme on l'admit bientôt classiquement) un rôle dans la coagulation du sang, rôle que l'expression de plaquette, purement morphologique, ne laisse pas soupçonner, mais que marque nettement la dénomination de trombocyte (cellule de trombus, de caillot). Cette manière de voir reposait sur une preuve indirecte, l'augmentation des trombocytes et des plaquettes dans des circonstances pathologiques ou autres, où le sang se coagule très facilement. Elle s'appuyait surtout sur la constatation directe

du sort de ces éléments coagulateurs dans le phénomène de la coagulation du sang.

Quand on laisse se coaguler du sang de l'Homme ou de la Grenouille, déposé dans une préparation microscopique, on voit qu'avant le début de la coagulation il se forme dans le sang des amas granuleux, que MAX SCHULTZE connaissait déjà et qu'ALEX. SCHMIDT considérait comme formés de globules blancs en voie de désorganisation et en train de sécréter le ferment fibrinoplastique de la coagulation. Depuis HAYEM et BIZZOZERO, ces amas

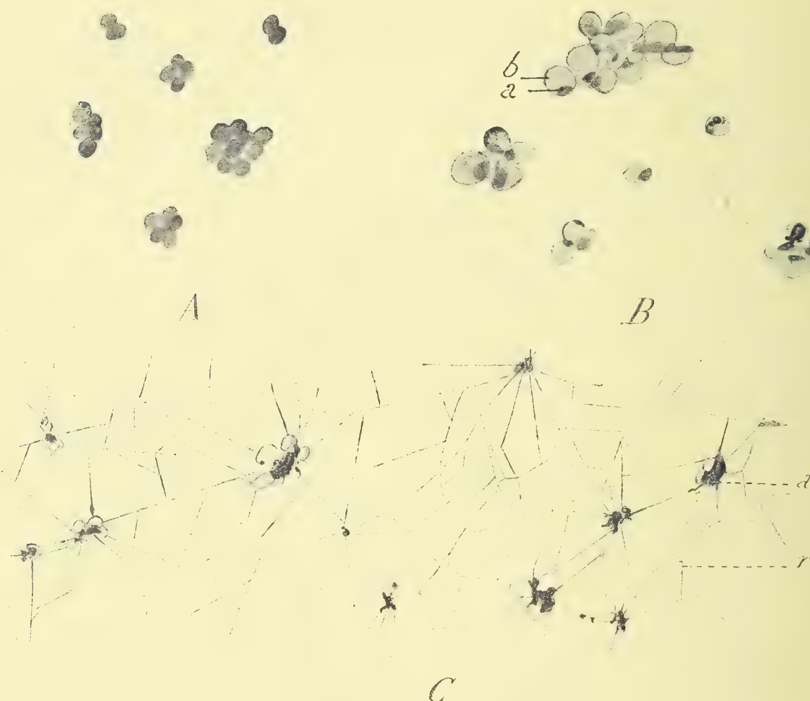


FIG. 500. — *Formation du réseau fibrineux (sang de l'Homme).*

A, premier stade; amas de plaquettes. — B, deuxième stade; séparation des deux substances, foncée (*a*) et claire (*b*). — C, troisième stade; réseau de fibrine *r*, irradié autour des amas granuleux *a*. × 500.

sont formés, croit-on, de plaquettes fusionnées. Voici ce qui se passerait. Les plaquettes, très aptes à se coller ensemble, forment des masses mûriformes (fig. 500, A) ; puis elles s'altèrent et se décomposent en deux substances, dont l'une, hyaline, se dépose sous forme de vacuoles qui crèvent et se dissolvent dans le liquide ambiant, tandis que l'autre, grenue (restes du noyau), demeure sur place pour constituer les amas granuleux des auteurs (fig. 500, B). C'est maintenant de ces amas granuleux que vont partir les premiers filaments de *fibrine*, d'abord très fins et très nombreux, irradiés autour de l'amas granuleux ; puis, plus épais et plus nombreux, ces filaments s'anastomosent avec ceux qui partent d'un amas voisin (fig. 500, C). Ainsi se constitue dans tout le sang un réticulum fibrineux de plus en plus compact,

(fig. 501) qui a pour nœuds les amas granuleux qui ont servi de points de départ, et qui enserre dans ses mailles les éléments figurés du sang. Il y a une relation topographique évidente entre le réseau de fibrine et les débris des trombocytes ; mais cette relation ne prouve pas nécessairement un rapport causal entre la désagrégation de ceux-ci et la formation de la fibrine (v. KOPSCH).

Cependant cette interprétation concorde bien avec l'idée qu'on est parvenu à se faire aujourd'hui des phénomènes chimiques de la *coagulation du sang*. On sait que cette coagulation consiste essentiellement dans la transformation d'une matière albuminoïde spéciale, le *fibrinogène*, dissous dans le plasma, en une substance insolubilisée en un réticulum filamenteux, la *fibrine*. La fibrine produite paraît d'ailleurs un peu inférieure en quantité au fibrinogène persistant, ce qui a conduit certains auteurs à voir dans ce phénomène un dédoublement, peut-être avec production d'une des globulines que l'on retrouve dans le sérum. Quoi qu'il en soit, tout le monde admet aujourd'hui que l'agent de la transformation est un ferment soluble, le *fibrinferment* ou *thrombine*. LILIENFELD le croyait issu des leucocytes et constitué simplement par la nucléohistone extravasée de ces globules ; mais d'après les travaux plus récents de PEKELHARING, ce serait une nucléoprotéide spéciale dont l'origine devrait être cherchée vraisemblablement dans les plaquettes.



FIG. 501. — *Réseau fibrineux dans un corps jaune hémorragique de l'ovaire de la Femme.* × 350.

ARTHUS et PAGÈS ont découvert la nécessité des sels de calcium pour la coagulation du sang, ce qui fait que les sangs oxalatés ou fluorés ne coagulent point. Mais en réalité, ce n'est pas pour la formation de la fibrine elle-même que le calcium intervient : des solutions pures de fibrinferment, agissant sur des solutions pures de fibrinogène, sans calcium, donnent un caillot typique (HAMMARSTEN, PEKELHARING). Il faut donc admettre que le calcium intervient dans la production du fibrinferment lui-même aux dépens d'une substance qui le précéderait, aux dépens d'un prozymogène, la « prothrombine » ou fibrinferment. Les plaquettes renfermeraient cette prothrombine.

Il faut bien dire que cette théorie n'est pas encore définitivement assise. C'est ainsi qu'elle ne permet guère de comprendre pourquoi le sang reste liquide dans les vaisseaux. Or DELEZENNE a fait la remarque très intéressante que le sang ne se coagule pas si on a soin de l'extraire en le soustrayant autant que possible au contact des tissus environnants, c'est-à-dire au moyen d'une canule directement introduite par exemple dans un vaisseau de l'aile d'un oiseau. On sait de plus que si un segment de vaisseau ligaturé et extirpé (jugulaire de cheval) conserve le sang liquide, en revanche un vaisseau contondu ou atteint d'une lésion de la paroi, le laisse coaguler, même dans l'organisme. Une série de faits du même ordre permet de se

demander si la coagulation du sang hémorragique ne serait pas due simplement à l'action des substances cellulaires des tissus, et ce qu'il faut croire au juste du rôle des plaquettes.

Mais alors même que les trombocytes n'interviendraient pas directement dans la coagulation fibrineuse du sang, ils mériteraient encore leur nom. Il est, dans la série animale, un phénomène plus général que celui de la formation de fibrine, c'est celui de la *trombose véritable*, c'est-à-dire de la production de bouchons dus à la simple nécrobiose des éléments du sang ; car chez certains animaux (Vers, Mollusques), il ne se forme pas de fibrine (Cuénot), tandis que la trombose cellulaire ne manque nulle part. Les éléments sanguins des Invertébrés, sitôt sortis de leur milieu naturel, éprouvent des altérations symptomatiques de leur mort prochaine et consistant en ce qu'ils s'entourent d'une sorte de halo ou de voile et qu'ils émettent des prolongements sarcodiques (Cattaneo). On retrouve dans les trombocytes des Vertébrés ces phénomènes agonaux ; Schimmelbusch, Deetjen, Dekhuyzen et d'autres ont vu les trombocytes émettre des expansions protoplasmiques et mourir ensuite en se transformant de la façon qui a été indiquée ci-dessus. Les mouvements que font avant de mourir les éléments du sang des Invertébrés et les trombocytes des Vertébrés, expliquent la fusion de ces cellules et la formation de plasmodies : phénomène dont Geddes a montré la généralité chez les Invertébrés et que nous avons indiqué sous le nom d'adhésivité, de propriété agglutinative, comme une des propriétés les plus caractéristiques des trombocytes. Ces considérations autorisent la conclusion suivante, que nous empruntons à peu près à Dekhuyzen. Chez les Invertébrés (Vers, Mollusques, Echinodermes, Crustacés) et chez les Vertébrés y compris les Mammifères, une même espèce de cellules joue un même rôle ; c'est un élément nucléé amiboïde, fusiforme à l'état normal et circulant, à bords lisses et réguliers ; très vulnérable, il s'agrandit, dès qu'il a quitté le milieu sanguin, par des expansions sarcodiques, qui s'unissent à celles des cellules voisines, en donnant naissance à de grands amas cellulaires, à des trombus. A ces cellules du sang, caractérisées par une agonie spécifique, qui est presque une fonction, convient très bien le nom de trombocytes.

V. Genèse des éléments du sang

La question de l'origine première et de la formation des éléments du sang est une des plus embrouillées et des plus controversées de l'histologie.

Chez les Invertébrés les premières cellules sanguines sont des amibocytes qui se détachent des feuillets en voie de formation, et émigrent dans la cavité de l'œuf ou dans le vitellus. Chez les Vertébrés, l'origine des premiers éléments du sang et des rudiments des vaisseaux sanguins a été très discutée, la plupart des auteurs les ayant fait dériver du mésoderme, quelques-uns seulement de l'entoderme (Schwinck, Brachet, pour les Amphibiens ; Uskow, Math.-Duval, Vialleton pour les Oiseaux, etc.). Dans les deux classes, si les éléments du sang et les vaisseaux ont passé pour avoir une origine mésodermique, c'est qu'on les a examinés à une époque

trop avancée du développement, alors que déjà du mésoderme s'était insinué entre eux et l'entoderme et les avait enveloppés de toutes parts. La question de l'origine des premiers éléments du sang a d'ailleurs un caractère trop embryologique pour que nous puissions l'examiner ici.

L'étude de la formation des éléments du sang et de la lymphe est très difficile, et il y règne une grande confusion. On peut la diviser en plusieurs points, et rechercher successivement : l'origine de ces éléments (quelles sont les cellules dont ils proviennent) ; le mode de formation de ces éléments (comment ils se forment aux dépens de leurs cellules d'origine) ; le siège de cette formation (question des organes hématopoiétiques et lymphopoiétiques, c'est-à-dire des organes où se forment ces éléments).

A. **Origine des éléments du sang.** — Toute cellule est capable de se diviser. Les leucocytes donc et les érythrocytes, qui sont des éléments cellulaires, pourront se reproduire par *division* soit directe, soit indirecte (livre IX). La division directe des leucocytes et amibocytes des Vertébrés et Invertébrés peut s'observer dans le liquide même qui contient ces éléments; quant à la division indirecte, elle a pour théâtre principal les organes dits lymphoïdes où se produit en grand la formation des amibocytes, et elle y a été constatée chez les Vertébrés par Flemming et ses élèves. Les érythrocytes se multiplient par voie de division indirecte (Bütschli, Bizzozero), qu'il s'agisse de ceux des embryons, de ceux qui circulent dans le sang des animaux adultes ou de ceux qui présentent certains organes comme le foie et la rate. Mais cette multiplication des éléments du sang n'est qu'un processus de régénération, et non pas de création, et il nous faut nous demander à présent comment prennent naissance des éléments du sang là où il n'y en avait pas auparavant. La question se pose surtout au sujet des globules rouges du sang. Les trois opinions possibles ont été émises. En premier lieu, les globules rouges proviennent des globules blancs (Rindfleisch, Feuerstack, Gibson), par dégénérescence hémoglobique. En second lieu, il existe une cellule d'origine commune au globule blanc et au globule rouge et capable de se différencier dans le sens de l'un ou l'autre (Pouchet, F.-H. Muller). Ou bien, enfin, globules rouges et globules blancs dérivent de cellules indépendantes ; c'est là l'opinion qu'on a le plus souvent adoptée. Löwit, un des premiers, a distingué nettement les cellules d'origine des deux sortes d'éléments sanguins, appelant *leucoblastes* ceux qui sont le point de départ des leucocytes et *érythroblastes* les éléments précurseurs des érythrocytes et des globules rouges. On a conservé le second de ces deux termes ; mais, pour des raisons qu'on comprendra plus loin, on nomme aujourd'hui *lymphoblastes* plutôt que leucoblastes les cellules d'origine des leucocytes des Vertébrés.

B. **Mode de formation des éléments du sang.** *a*) *Globules blancs.* — Les *leucoblastes* ou *lymphoblastes* étant pris pour le point de départ des leucocytes, et les érythroblastes pour les cellules d'origine des érythrocytes ou globules rouges, il nous faut rechercher à présent comment les uns et les autres dérivent de ces éléments préexistants.

Les leucoblastes sont appelés le plus souvent lymphoblastes, parce qu'ils siègent dans des *organes* nommés *lymphoïdes*, tels que les ganglions lymphatiques des Vertébrés, dont le rôle est précisément la formation des

cellules lymphatiques ou leucocytes. Ces lymphoblastes se multiplient par division indirecte, et leurs cellules-filles, devenues plus grosses, forment les éléments constituants des organes lymphoïdes, c'est-à-dire les lymphocytes. Lymphoblastes et lymphocytes représentent, comme on l'a vu déjà, un premier stade dans l'évolution du leucocyte. A ce stade jeune succède l'âge adulte du leucocyte, où celui-ci, circulant dans la lymphe et le sang (leucocyte circulant), acquiert peu à peu ses propriétés morphologiques et ses fonctions, devient sécréteur, phagocyte et migrateur (p. 556, 557). D'adulte et mobile qu'il était, le leucocyte devient vieux et dégénéré, ou bien se fixe quelque part dans l'organisme ; c'est la dernière étape d'une évolution que nous avons déjà tracée, sur la foi de certains auteurs, et qui se résume ainsi :

1° Lymphoblaste, lymphocyte (organes lymphoïdes ou lymphopoiétiques) ;

2° Leucocyte adulte (neutrophile, acidophile, basophile) (sang et lymphe, organes lymphoïdes, tissus).

3° Leucocyte vieux ou fixé.

b) *Globules rouges.* — On peut définir l'*érythroblaste* une cellule encore incolore, et non chargée d'hémoglobine, dont la destinée ultérieure est de se transformer en érythrocyte ou même en hématie. Les érythroblastes se trouvent dans le sang des embryons très jeunes, et chez l'adulte dans des organes spéciaux, dits hématopoiétiques, qui ont pour mission de former les globules rouges définitifs. Par dépôt d'hémoglobine dans son cytoplasme, l'érythroblaste se transforme en érythrocyte ou cellule rouge. Chez les Ichthyopsidés et les Sauropsidés, le stade érythrocyte est définitif ; le globule sanguin demeure indéfiniment un érythrocyte, c'est-à-dire un globule sanguin cellulaire et nucléé. Chez les Mammifères, la forme érythrocyte n'est au contraire que transitoire, et l'hématie lui succède. L'érythrocyte s'y rencontre à la période embryonnaire dans les premiers vaisseaux sanguins, où il provient de la transformation hémoglobique des érythroblastes. Chez l'adulte, on le trouve dans tous les organes hématopoiétiques, où il dérive de l'érythroblaste ; ainsi dans le foie, la moelle des os, etc., où il a été découvert par Neumann et Bizzozero et porte habituellement le nom de « cellule rouge de Neumann ». Enfin, dans le sang pathologique, Ehrlich distingue des globules rouges nucléés ou érythrocytes de la taille des hématies normales, et des formes plus grandes ; il appelle « normoblastes » les premiers, « mégaloblastes » ou « gigantoblastes » les seconds.

La transformation de l'érythroblaste en érythrocyte se fait par l'imprégnation hémoglobique progressive du corps cellulaire, imprégnation que quelques auteurs ont traitée de dégénérescence. Quant à la formation de l'hématie aux dépens de l'érythrocyte, elle est bien plus difficile à comprendre, et diverses hypothèses se sont produites à ce sujet. Selon Malassez, l'érythrocyte bourgeonne, et les bourgeons formés deviennent autant d'hématies. Pour d'autres auteurs, l'hématie dérive de l'érythrocyte réduit au noyau et dont le cytoplasme a disparu. D'après l'opinion la plus répandue, l'hématie correspond à l'érythrocyte privé de noyau, soit que celui-ci ait été expulsé (Rindfleisch, Howell, van der Stricht, etc.), soit qu'il se soit détruit plus ou moins totalement à l'intérieur de l'érythrocyte (Bizzozero,

Neumann, Masslow) (voir fig. 497), ne laissant plus à sa place que ces vestiges que nous avons signalés plus haut, à propos de la morphologie du globule rouge du sang. Pour quelques hématologistes récents, les noyaux expulsés par les érythrocytes ne seraient pas perdus et inutilisés, car ils deviendraient les plaquettes du sang.

Il nous faudrait encore signaler quelques autres modes de formation

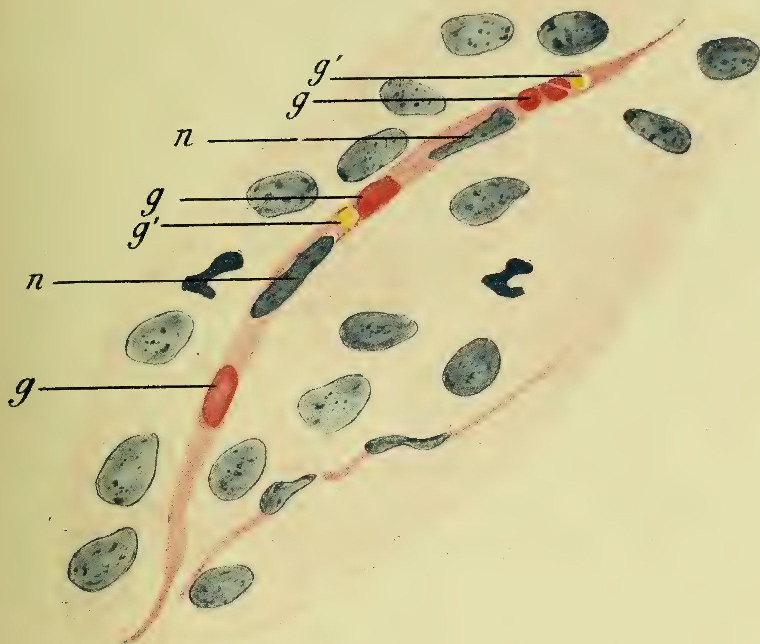


Fig. 502.— *Cellule viso-formative du grand épiploon d'un jeune Lapin.* *n, n,* noyaux de la cellule. — *g, g, g,* globules rouges inclus dans la cellule. — *g', g',* globules rouges dégénérés ? × 370.

des hématies qui ont été admis par les auteurs. L'un de ces modes, tout au moins, mérite d'être mentionné.

Quand on examine certains organes, tels que l'épiploon des jeunes Mammifères, on y trouve de grands éléments très allongés et ramifiés, nucléés, dans l'intérieur desquels se différencient et s'isolent des masses qui se chargent d'hémoglobine et deviennent des hématies (fig. 502). L'observation, telle que Ranvier, Schafer, Kuborn, Spuler, François l'ont faite, est exacte. Mais l'interprétation que la plupart de ces auteurs en ont donnée, paraît fautive. Ils ont considéré ces éléments comme des « cellules vasoformatives », destinées à se transformer en capillaires sanguins, en se réunissant les unes aux autres et produisant les hématies anucléées dans

leur cytoplasme comme autant d'enclaves hémoglobiques. Il semble que bien plutôt il s'agisse ici de vaisseaux en voie de régression, dont certains tronçons, se séparant du reste du réseau sanguin, simuleraient des éléments cellulaires ramifiés, et dans lesquels les globules sanguins, au lieu d'être en voie de formation, seraient en dégénérescence (Spuler).

Renseignés à présent sur la morphologie et la genèse des globules rouges du sang, nous pouvons nous faire une idée nette de leur véritable nature dans les diverses classes de Vertébrés.

Pendant longtemps on pensa que les deux sortes de globules rouges, les érythrocytes des Ichthyopsidés et des Sauropsidés et les hématies des Mammifères, étaient éloignées l'une de l'autre et nettement séparées par la présence d'un noyau dans les uns et son absence dans les autres. L'étude de la genèse des globules rouges paraissait devoir approfondir encore la séparation que l'examen de l'état définitif mettait entre les deux formes globulaires. L'érythrocyte, en effet, étant une forme cellulaire, ne pouvait dériver que de la transformation d'un élément cellulaire préexistant ou naître de lui-même par division. L'hématie, au contraire, n'étant, semblait-il, qu'un disque sanguin, une simple particule organisée, paraissait pouvoir prendre naissance par un processus quelconque ; il suffisait d'un bourgeon tombé d'un élément cellulaire pour lui donner naissance, ou bien encore de découper dans une cellule quelconque, telle qu'une cellule vaso-formative, un fragment cytoplasmique, et d'affecter ce fragment de dégénérescence hémoglobique, pour obtenir une hématie.

En réalité, il n'existe *pas de démarcation tranchée entre les deux sortes de globules*. Le globule anucléé des Mammifères et le globule nucléé des autres types dérivent semblablement d'un élément précurseur qu'on peut appeler érythroblaste ; il diffère des formes définitives par l'absence d'hémoglobine, et il acquerrera plus tard cette substance en se transformant en érythrocyte. Celui-ci sera provisoirement l'élément du sang des embryons de Mammifères et définitivement celui des Vertébrés autres que les Mammifères. De l'érythrocyte, cellule rouge chargée d'hémoglobine, dérivera l'hématie du Mammifère. Il passera par des phases intermédiaires, à chacune desquelles il perd un peu de sa structure cellulaire primitive, son noyau et sa constitution cytoplasmique (fig. 497). D'après cela, on a pu dire que le globule rouge du Mammifère était le produit de la nécrose normale et physiologique d'une cellule, nécrose comparable à celle qui donne lieu aux cellules de l'épiderme, aux fibres du cristallin, etc. L'évolution de l'érythroblaste qui, chez les Ichthyopsidés et les Sauropsidés, se fait en un seul temps, par la transformation de l'érythroblaste ou érythrocyte, parcourt deux stades chez le Mammifère, puisque pour l'hématie il faut ajouter à la période érythrocytique la nécrose de l'érythrocyte. Le dernier stade ayant le caractère d'une involution, puisque la cellule primitive a perdu presque tous ses caractères, l'hématie doit être considérée comme morphologiquement inférieure à l'érythrocyte (voir le tableau ci-contre).

Forme initiale, dans les organes hématopoiétiques	*Érythroblaste*	noyau, pas d'hémoglobine.
Sang des Ichthyopsidés et Sauropsidés, embryons de Mammifères, organes hématopoiétiques	*Érythrocyte*	noyau, hémoglobine.
Sang de Mammifère adulte	*Hématie*	pas de noyau, hémoglobine.

Si maintenant du point de vue morphologique nous passons au point de vue physiologique, nous constatons que les deux sortes de globules sont physiologiquement équivalentes, étant toutes deux pourvues d'hémoglobine, de la matière fonctionnellement nécessaire. La transformation hémoglobique de leur cytoplasme les a toutes deux affectées de la même façon, leur a pareillement donné ces caractères qui distinguent les globules du sang entre tous les autres éléments de l'organisme : la régularité de la forme, qui est géométrique, l'uniformité de taille, la similitude de constitution, bref la fixité de l'élément. Au point de vue physiologique, les hématies des Mammifères que nous savons être morphologiquement inférieures aux globules des autres types, sont cependant fonctionnellement plus parfaites qu'eux. « Ce n'est plus, a dit Malassez, qu'un fragment protoplasmique de cellule hémoglobique sans substance nucléaire ; ce n'est plus une cellule ; toutes les fonctions de la vie cellulaire semblent avoir disparu, sauf une seule, et qui a pris alors un développement extrême ; c'est la fonction respiratoire. Il en résulte que si le globule sans noyau a une vie individuelle, une vie organique moins active que le globule nucléé, il remplit ses fonctions sociales, il respire avec une intensité bien autrement grande, puisqu'il n'est pas une seule de ses molécules qui ne contienne de l'hémoglobine ; bref l'adaptation à la fonction est chez lui aussi parfaite que possible. »

C. **Lieux de production des éléments du sang. — Organes lymphoïdes et hématopoiétiques.** — A toutes les périodes du développement de l'animal, les phénomènes que nous venons d'indiquer et qui aboutissent à la formation des éléments du sang, amibocytes et globules rouges, se passent avec prédilection dans certaines régions du corps. La présence en ces points des éléments formateurs modifie la constitution histologique de ces régions d'une manière assez sensible pour que celles-ci prennent l'aspect d'organes spéciaux, qu'on peut désigner du nom générique d'*organes globuligènes*. Ayant pour fonction la production de cellules nouvelles, destinées à devenir les éléments du sang, les organes globuligènes se caractériseront parce qu'ils seront formés de cellules qui se divisent activement et se détachent pour constituer des éléments libres et circulants. Les organes globuligènes sont de deux espèces principales ; selon qu'il s'y forme des amibocytes ou des globules rouges, on les appelle *organes lymphoïdes* ou *lymphopoiétiques*, et *organes hématopoiétiques*.

a) *Organes globuligènes lymphopoiétiques.* — Le plus habituellement, les amibocytes du sang, chez les Invertébrés, se reproduisent par division des plus jeunes amibocytes circulants. Dans d'autres cas, il y a un organe globuligène, dont les cellules se multiplient activement et donnent naissance à de nouveaux éléments du sang. On connaît actuellement (d'après Cuénot) des organes globuligènes chez les Crustacés Décapodes, les Térébelliens, les Céphalopodes. Chez ces derniers, par exemple, l'organe globu-

ligène, depuis longtemps connu sous le nom de « corps blanc » et bien étudié par Faussèk, est une masse annulaire qui se trouve dans l'orbite ; elle est formée par un tissu lymphoïde, c'est-à-dire par un grand nombre d'amibocytes jeunes en voie de multiplication, contenus dans une trame conjonctive.

Chez les Vertébrés, les organes lymphoïdes sont abondamment représentés ; ils ont pour rôle la production des globules blancs du sang et de la

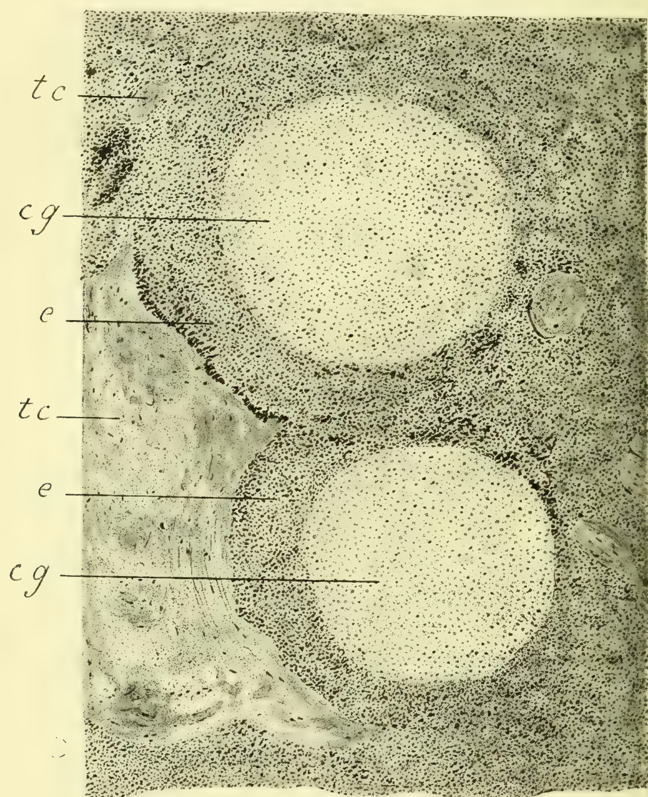


Fig. 503. — *Deux nodules lymphoïdes d'un ganglion lymphatique chez un Agneau.*
e, écorce du nodule. — *cg*, centre germinatif. — *tc*, tissu conjonctif. × 60.

lymphe, appelés aussi cellules lymphatiques ; comme les organes globuligènes des Invertébrés, ils sont donc lymphopoiétiques. Ils sont constitués par un tissu lymphoïde, c'est-à-dire par un tissu formé d'un amas de globules blancs jeunes, lymphoblastes et lymphocytes, enfermés dans les mailles d'un réseau conjonctif à l'abri duquel ils se divisent et grandissent. A un faible grossissement, les nombreux globules qui les constituent paraissent autant de points ou de granulations ; d'où pour l'organe lymphoïde un aspect grenu et piqueté, qui est caractéristique. L'organe lymphoïde se caractérise encore par sa forme générale, qui est toujours arrondie, en raison de son mode même d'accroissement ; l'organe lymphoïde élémentaire, l'organite anatomique, est un amas arrondi de tissu lymphoïde, appelé *nodule lymphoïde* (fig. 503) ; les organes lymphoïdes les plus compliqués ne

sont qu'un agrégat de nodules lymphoïdes élémentaires. La partie centrale du nodule lymphoïde est remarquable par le grand nombre de figures de division qu'on y trouve ; c'est là que les lymphoblastes se multiplient le plus activement; ce centre géométrique du nodule en est aussi le « centre germinatif » (Flemming).

Les organes lymphoïdes des Vertébrés peuvent être divisés en deux catégories. L'une, qui est représentée par les ganglions lymphatiques, paraît se développer en plein mésenchyme et n'avoir avec les tissus épithéliaux aucun rapport de situation ni d'origine. L'autre, au contraire, dont font partie les amygdales, le thymus, les follicules clos et les plaques de Peyer de l'intestin, a des relations topographiques avec les épithéliums, auxquelles beaucoup d'auteurs ont voulu ajouter des rapports génétiques qui sont encore l'objet de vives discussions.

Les *ganglions lymphatiques* sont formés, comme on le voit sur une coupe parallèle à leur grand axe, par une zone corticale et une masse médullaire ; la première se compose de nombreux nodules lymphoïdes (« follicules lymphatiques » des auteurs) juxtaposés ; la seconde est formée par des cordons qui prolongent les nodules de la zone corticale, séparés par des espaces à texture beaucoup plus libre ou caverneuse. De nouvelles cellules se forment dans les nodules lymphoïdes et dans leurs prolongements, par division des lymphoblastes qui les constituent; les nouvelles cellules formées, ou lymphocytes, s'engageant dans les voies caverneuses du ganglion, s'échappent par les vaisseaux lymphatiques qui partent du ganglion et deviennent éléments circulants de la lymphe, puis du sang, et acquièrent les caractères de leucocytes définitifs. En l'absence de données précises sur le développement de ces organes, il suffit de se les représenter comme dus à l'accumulation de lymphoblastes en certains points du mésenchyme, qui deviendront les nodules lymphoïdes.

Pour les *organes lymphoïdes* de la seconde catégorie, un mécanisme aussi simple ne peut être invoqué ; il ne tiendrait aucun compte des relations qui existent entre ces organes et les épithéliums, ceux notamment du tube digestif. Un aperçu de l'anatomie et du développement des organes lymphoïdes annexés au tube digestif, te's que le *thymus*, *l'amygdale*, les *follicules clos de l'intestin*, nous renseignera sur ces importantes relations.

L'exemple du thymus est certainement le plus instructif. Le thymus naît (fig. 504, A) comme un diverticule de l'épithélium des poches branchiales, qui sont elles-mêmes des dilatations sacciformes de la région antérieure ou branchiale du tube digestif. Ce diverticule bourgeonne ensuite et donne naissance à une ramification épithéliale ; à ce stade épithélial du développement, le thymus est donc constitué par de nombreux cæcums épithéliaux issus de la paroi du tube digestif (fig. 504, B). C'est seulement dans un dernier stade (stade lymphoïde) que ces ébauches épithéliales se transforment en nodules lymphoïdes arrondis, appendus à un axe conjonctif comme autant de grains de raisin (fig. 504, C). Comment doit-on comprendre cette transformation de l'ébauche thymique, d'épithéliale qu'elle était, en lymphoïde ? Les uns ont cru que des amibocytes venus des vaisseaux sanguins pénétraient dans l'ébauche épithéliale et se substituaient aux cellules épithéliales, transformant ainsi cette ébauche en un organe

lymphoïde qui était comme une pseudomorphose de la formation épithéliale primitive. D'autres ont pensé que les cellules épithéliales donnaient naissance aux lymphocytes qui constituent les nodules lymphoïdes du thymus définitif, que ces lymphocytes n'étaient par conséquent que des dérivés épithéliaux, de telle sorte qu'avec cette façon de voir le thymus lymphoïde résulte de la métamorphose réelle d'une ébauche épithéliale.

Les mêmes controverses se sont reproduites à propos des amygdales et des follicules clos de l'intestin. Ces organes lymphoïdes demeurent chez l'adulte immédiatement sous-jacents à l'épithélium du tube digestif; il

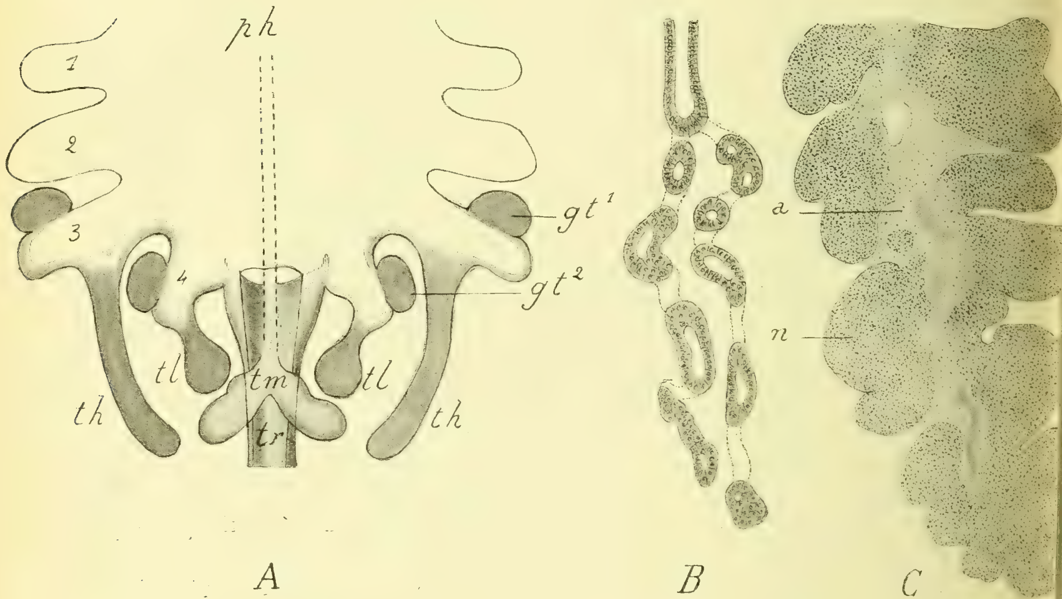


Fig. 504. — *Développement d'un organe lymphoïde, le thymus.*

A, première ébauche. — 1, 2, 3, 4, paires de poches branchiales. — *ph*, pharynx. — *tr*, trachée. — *tm*, thyroïde médiane. — *th*, thymus. — *tl*, thyroïdes latérales. — gt^1, gt^2, glandules thyroïdiennes. — B, stade épithélial du thymus. — C, stade lymphoïde du thymus. — *a*, axe conjonctif. — *n*, nodules lymphoïdes (demi-schématique).

s'agit de savoir si les lymphocytes qui les constituent proviennent de cellules migratrices qui auraient envahi des bourgeons épithéliaux partis de l'épithélium digestif (Stöhr), ou bien si ces bourgeons épithéliaux fournissent les éléments desquels dérivent sur place les lymphocytes de l'organe (Retterer).

On peut émettre, en présence de ces hypothèses contradictoires, une autre supposition. L'ébauche épithéliale aurait pour rôle de diriger l'immigration des amibocytes; les bourgeons épithéliaux primaires marqueraient la place aux leucocytes immigrants et assureraient ainsi la forme de l'organe lymphoïde, esquissée d'abord en une ébauche épithéliale. Il suffirait alors d'admettre, comme explication causale, que ces bourgeons épithéliaux, par leur présence dans un milieu où ils sont presque par leur nature des corps étrangers, exercent sur eux une attraction, d'ordre chimiotactique par exemple.

b) Organes hématopoiétiques. — Les globules rouges du sang se forment, chez les Vertébrés, aux dépens de ces cellules incolores que nous avons appelées des *érythroblastes.* Leur formation a lieu dans des *organes* dits *hématopoiétiques.* Un grand nombre d'organes du corps des Vertébrés peuvent être le siège de phénomènes d'hématopoièse, et il arrive même que, dans le cours de l'évolution d'un Vertébré, les foyers hématopoiétiques ne sont pas les mêmes aux différentes périodes de l'évolution. Ainsi, dans la période embryonnaire, le siège de l'hématopoièse est d'abord extra-embryonnaire (« aire vasculaire du blastoderme »); puis il devient intra-embryonnaire, et les globules rouges se forment dans divers organes de l'embryon, notamment le foie. Chez l'adulte, dans la période postembryonnaire, des globules rouges nouveaux continuent à se former, non seulement dans le



Fig. 505. — *Coupe du blastoderme d'un embryon de Poulet à la 36e heure d'incubation dans la région de l'aire vasculaire; îles de sang.*

ec, ectoderme. — *en*, entoderme. — *is*, îles de sang. — *ic*, îlots conjonctifs (« îles de substance ») séparant les îles de sang. × 350.

sang, mais encore dans des organes hématopoiétiques, tels que la rate et la moelle des os. On a remarqué, d'autre part, qu'un organe qui remplit chez une espèce d'un groupe donné, chez un Poisson, par exemple, un rôle hématopoiétique actif, n'est le siège, chez un autre Vertébré, tel qu'un Mammifère, d'aucune hématopoièse.

Tout organe peut d'ailleurs être un foyer hématopoiétique, et les organes que nous avons nommés sont seulement les localités les plus importantes où la formation globulaire s'accomplit. La condition requise pour qu'un organe puisse servir de lieu d'hématopoièse, c'est que ses vaisseaux *capillaires sanguins* soient *très dilatés* ou présentent des diverticules sacciformes; grâce à cette disposition, le cours du sang est ralenti : condition éminemment favorable à la division des érythroblastes et aux transformations qui doivent conduire au globule sanguin définitif. Comme il n'est pour ainsi dire pas d'organe qui ne réalise ces conditions à un certain moment de son développement, on peut dire aussi qu'il n'en est aucun qui ne soit pendant quelque temps hématopoiétique.

Quelques exemples sont nécessaires pour appuyer ces considérations.

Si nous examinons de face le blastoderme du Poulet, nous voyons que dès la vingtième heure d'incubation, la région qui correspond à l'aire opaque et à la portion externe de l'aire transparente et qui désormais formera l'aire vasculaire, a pris un aspect spécial, dû à la présence de nombreuses taches, de forme irrégulière, bientôt unies en un réseau de cordons. Ces taches, connues depuis Wolff et Pander, ont reçu le nom d'*îlots de Wolff* ou de *Pander* et aussi celui d'*îles de sang*. Elles représentent en effet l'ébauche des premiers vaisseaux sanguins et du sang. En coupe, on voit des amas ovalaires ou arrondis (fig. 505, *is*), que séparent des bandes de tissu mésodermique conjonctif appelées « îles de substance ». Ces amas sont la coupe des travées du réseau vasculaire en formation. Les premiers vaisseaux sanguins sont d'abord des cordons pleins, puis ils se creusent irrégulièrement d'une lumière longtemps encore encombrée par de nombreuses cellules sanguines, tandis que leurs parois se délimitent de plus en plus nettement. Les cellules sanguines primitives, ou érythroblastes, se divisent activement, parce que les matériaux nutritifs abondent et que le cours du sang est extraordinairement ralenti dans ces vaisseaux tortueux et presque pleins. Bientôt les érythroblastes, par dépôt d'hémoglobine dans leur cytoplasme, se transformeront en érythrocytes. Des cellules migratrices, venues du mésenchyme, où les vaisseaux sont plongés, pénétreront dans ceux-ci et formeront les premiers leucocytes. L'« aire vasculaire » (c'est ainsi qu'on appelle cette région du blastoderme sanguiformatrice) fonctionnera comme organe hématopoiétique jusqu'à l'entrée en fonction des organes hématopoiétiques embryonnaires.

Le *foie* est le plus important de ceux-ci ; son rôle hématopoiétique était connu bien avant qu'on eût constaté en lui les phénomènes histologiques de l'hématopoièse. Des capillaires larges, très imparfaits, hémptopoiétiques, sont habités par des érythroblastes qui s'y transforment en érythrocytes devenant à leur tour, chez les Mammifères, des globules anucléés (van der Stricht) ; tout à côté, des groupes de leucoblastes évoluent vers les formes de leucocytes définitifs. Chez les larves de Batraciens Urodèles, le foie se décompose en une couche corticale et une masse centrale ; celle-ci, comme le foie des Mammifères, est hématopoiétique et forme des globules rouges ; la première, découverte par Eberth et étudiée par Göppert, est le siège, au contraire, d'une formation de globules blancs. Elle se compose de leucoblastes qui sont souvent en voie de division, parmi lesquels se trouvent quelques leucocytes acidophiles (voir fig. 115).

La *rate* figure aussi parmi les plus importants organes hématopoiétiques des Vertébrés. Elle est formée d'une substance réticulée, limitant des lacunes sanguines qui sont en rapport avec les vaisseaux sanguins, notamment avec les veines, et que remplissent des éléments du sang, érythroblastes et érythrocytes, en voie d'évolution. En outre, on trouve dans la rate des nodules lymphoïdes appelés « corpuscules de Malpighi », qui ici comme ailleurs sont des foyers de lymphopoièse.

La *moelle* des os mérite encore d'être citée parmi les principaux organes hématopoiétiques. Elle offre chez les Oiseaux une structure relativement simple, que Denys et Bizzozero ont fait connaître. Elle consiste (fig. 506) en un parenchyme creusé de larges capillaires sanguins veineux. Le paren-

chyme est formé par des massifs de leucocytes où se produisent en abondance des leucocytes éosinophiles ; c'est donc un organe lymphopoiétique. Quant aux capillaires veineux, leur paroi est constituée par une rangée d'érythroblastes, qui peu à peu acquièrent de l'hémoglobine et se transfor-

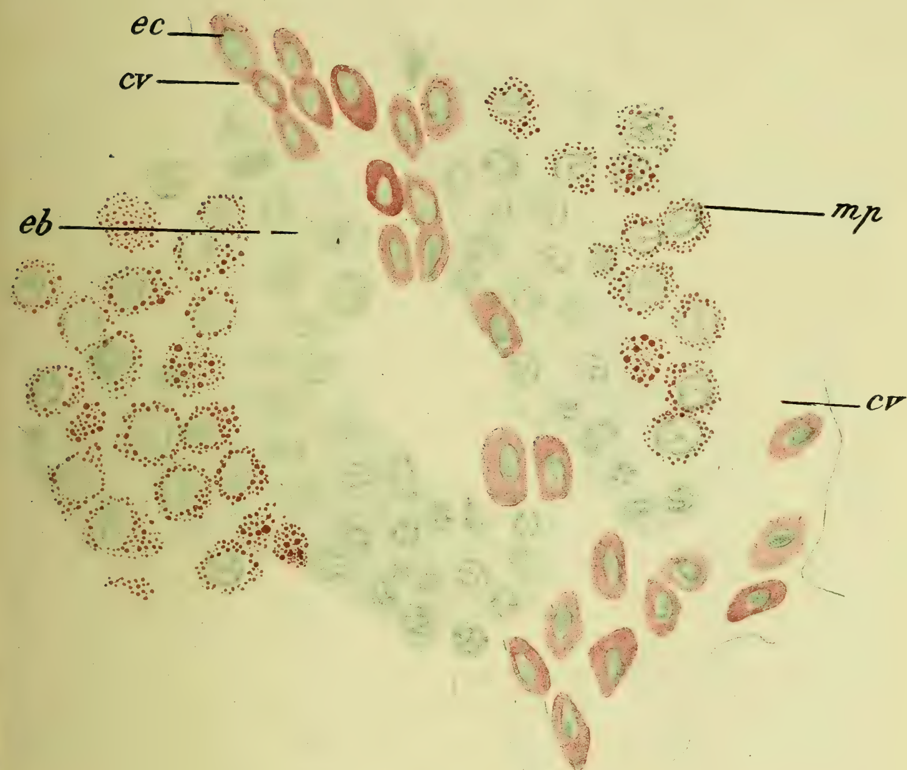


Fig. 506. — *Moelle osseuse du fémur chez un Oiseau* (Turtur auritus Bp.).
cv, capillaires veineux. — *mp*, massifs parenchymateux avec leucocytes éosinophiles. — *eb*, érythroblastes. — *ec*, érythrocytes. × 370.

ment en érythrocytes, lesquels tour à tour aussi tombent dans la lumière du vaisseau et deviennent globules rouges circulants ; la moelle des os des Oiseaux, par ses capillaires veineux, est donc hématopoiétique. Chez les Mammifères, les érythroblastes ne sont plus situés dans des vaisseaux, mais se trouvent dans le parenchyme médullaire même et se mêlent au sang, en tombant par des fentes pratiquées dans les capillaires veineux.

Pour en finir avec les organes hématopoiétiques, il est bon d'ajouter plusieurs remarques. Il convient de noter d'abord que, dans presque tous ces organes hématopoiétiques, on peut distinguer deux parties : l'une lympho-

poiétique (couche corticale du foie d'Urodèles, corpuscules de Malpighi de la rate, massifs lymphoïdes de la moelle des os), l'autre hématopoiétique et formatrice de globules rouges Il est remarquable en outre que dans tous, mais surtout dans la rate, en même temps qu'il se produit une hématopoièse active, il se fait, d'autre part, une hématolyse, une destruction de globules rouges. Les globules rouges du sang, devenus vieux, sont phagocytés par divers éléments, amibocytes, cellules de la charpente conjonctive, cellules endothéliales des vaisseaux, qui débarrassent l'organisme de ces globules vieillis et inutilisables (Gabbi, Masslow, v. Schumacher. Thomé, etc.). Enfin, il existe des organes qui participent à la fois des organes lymphoïdes et des organes hématopoiétiques, et qui renferment comme les seconds de larges vaisseaux ou sinus pleins de sang. Ils ont été découverts par Gibbes et étudiés surtout par Sw. Vincent, qui, pour rappeler leur double caractère, les a nommés *glandes hémolymphatiques*, et qui leur attribue une fonction hématolytique. Tels sont les « reins céphaliques » des Poissons, et des corps rougeâtres qu'on trouve enfoncés dans la masse adipeuse chez certains Mammifères.

Article 5. — CELLULES NUTRITIVES MÉSENCHYMATEUSES FIXES

I. Caractères généraux

Cette deuxième catégorie renferme des types cellulaires très variés. Nommons les *cellules graisseuses*, les *œnocytes*, les *cellules pigmentaires*, les *cellules de Leydig*, les *cellules plasmatiques* et les *cellules-engrais des Vertébrés*, les *cellules interstitielles du testicule et de l'ovaire des Vertébrés*, etc. Ces diverses espèces cellulaires, bien que nettement caractérisées soit par leur situation, soit par leur forme, leur structure ou la nature de leurs produits, sont néammoins étroitement apparentées les unes aux autres ; ainsi, on sait actuellement qu'il existe une relation étroite entre la formation de la graisse et la production de pigment, et que par conséquent cellules graisseuses et cellules pigmentaires sont proches parentes. Un caractère topographique commun les rapproche les unes des autres : c'est leur situation à côté et autour des vaisseaux sanguins, qui en fait des « cellules périvasculaires », doublant extérieurement en quelque sorte la paroi vasculaire proprement dite, et que justifie leur fonction glandulaire ; elles avoisinent les vaisseaux parce que c'est du sang qu'elles tirent leurs matériaux de sécrétion, et c'est au sang qu'elles rendent ces matériaux, élaborés par elles.

La vaste catégorie que nous nous proposons d'étudier ici n'est d'ailleurs que mal délimitée vis-à-vis des catégories voisines. Beaucoup de ces cellules mésenchymateuses ont des liens de parenté avec les cellules mésenchymateuses mobiles, avec les éléments du sang, et ont été considérées comme des cellules mobiles qui se sont fixées en quelque point de l'organisme. Un grand nombre d'entre elles aussi ne sont que des éléments conjonctifs ordinaires, c'est-à-dire des cellules de soutien, appartenant à la charpente générale du corps, qui sont devenues glandulaires et productrices

de substances spéciales ; c'est le cas des cellules graisseuses, plasmatiques, pigmentaires, etc. Certaines d'entre les cellules mésenchymateuses nutritives et fixes passent même pour avoir une origine épithéliale et se rattachent ainsi aux éléments épithéliaux nutritifs que nous venons d'examiner ; il est en effet à peu près certain que les cellules graisseuses et les œnocytes des Insectes sont des éléments d'origine épithéliale et ectodermique. C'est sous ces multiples réserves que nous réunirons dans un même article, pour les étudier distinctement, les diverses espèces de cellules mésenchymateuses nutritives fixes.

II. Cellules graisseuses

Les *cellules graisseuses* sont certes les plus répandues et les plus importantes parmi les cellules de cette catégorie. Elles concourent à la nutrition en formant des *graisses*, composées essentiellement par des éthers glycériques (triglycérides) de plusieurs acides gras à poids moléculaire élevé, auxquels viennent s'adjoindre une petite quantité d'acides gras à l'état de liberté. Le plus répandu et le plus abondant dans toutes les cellules graisseuses est l'acide oléique, auquel se superposent le plus souvent l'acide palmitique et l'acide stéarique. Chez les animaux, on y trouve encore les acides butyrique, caprylique, capronique, caprique ; les cellules végétales sont souvent riches en acides parents de l'acide oléique, acides linoléique, érucique, etc., et en acides saturés, tels que les acides laurique, myristique, arachique, etc., que l'on a rencontrés parfois aussi en petite quantité dans les cellules adipeuses des animaux. La « graisse » est donc toujours un mélange complexe, ce qui explique ses innombrables variétés, mais il est remarquable que chaque espèce de cellule graisseuse fabrique une graisse qui lui est propre et à laquelle elle ramène tous les matériaux fournis, produisant par exemple une graisse oléique ou palmitique, alors qu'elle ne trouve à sa disposition que de l'acide érucique ou tout autre acide étranger.



Fig. 507. — *Fragment du corps adipeux d'un Insecte* (Œdipoda cærulescens L.).

Le tissu est composé de lobules graisseux formés de cellules qui contiennent des gouttelettes graisseuses. × 250.

Quand on ouvre le corps d'un Insecte, on trouve que le corps est aux trois quarts rempli par une masse blanche ou jaunâtre, lobulée, qui est le « corps adipeux » ou « graisseux ». Examiné au microscope, le corps adipeux se compose de cellules, dont chacune renferme dans son cytoplasme plusieurs globules réfringents, d'un blanc opaque ou jaunâtres, insolubles dans l'eau, solubles dans l'éther, et les huiles essentielles, colorables par l'acide osmique en noir, qui sont des globules graisseux (fig. 507).

Si l'on enlève la peau d'un Mammifère, on trouve au-dessous de la peau une couche jaunâtre, huileuse, formée aussi de lobules rattachés les uns aux autres, qui est le « pannicule adipeux sous-cutané ». De même, si l'on exa-

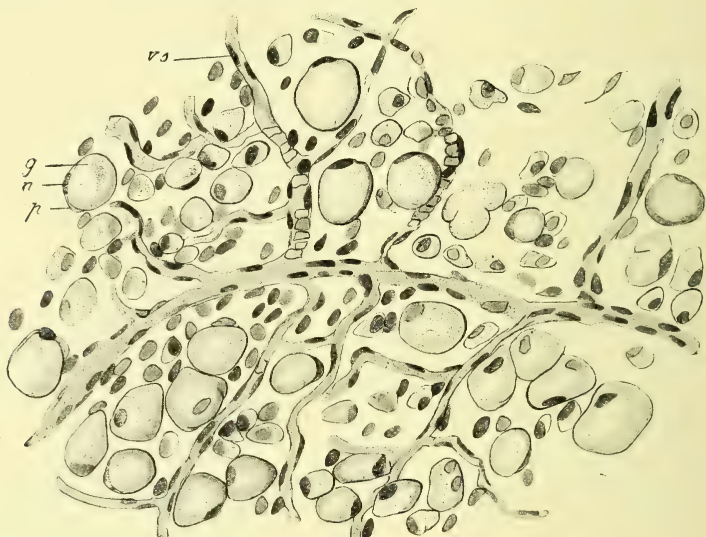


Fig. 508. — *Fragment du mésentère d'un jeune Rat, avec les organes adipeux.*

Ces organes adipeux, abondamment vascularisés, renferment des cellules dont chacune contient une volumineuse goutte de graisse. — *n*, noyau. — *p*, écorce protoplasmique. — *g*, goutte de graisse. — *vs*, vaisseaux capillaires sanguins. × 250.

mine le mésentère d'un Mammifère, on y voit des lobules qui représentent autant d'organes adipeux plus ou moins distincts. A un faible grossissement, on n'aperçoit que de grosses vésicules graisseuses, reconnaissables à leur forme parfaitement arrondie, leur réfringence, leur coloration blanc jaunâtre, leurs caractères de solubilité, leur noircissement par l'acide osmique. Si l'on colore la préparation par le picrocarmin, et qu'on examine avec un objectif plus fort, on voit que la vésicule graisseuse remplit presque complètement une cellule, la cellule adipeuse ou graisseuse, pourvue d'un noyau, et que cette vésicule figure une enclave unique et volumineuse de cette cellule (fig. 508). Dans les cellules graisseuses jeunes des Mammifères et même dans celles de certains animaux à l'état adulte ou de certaines régions du corps, la graisse, au lieu d'être rassemblée en une vésicule unique, est décomposée en plusieurs globules, tout comme dans les cellules graisseuses des Insectes.

On peut se faire une idée de l'importance qu'a prise dans la cellule la formation graisseuse, en songeant que le tissu adipeux des Mammifères domestiques fournit à l'analyse globale environ 88-92 p. 100 de graisses

pures, alors que les autres matériaux solides atteignent à peine 1,5 p. 100, le reste étant de l'eau. Or, une bonne part de ce résidu non graisseux est constituée par des éléments conjonctifs, vaisseaux, nerfs, etc., mêlés dans le tissu aux cellules adipeuses ; on voit qu'il reste quelques millièmes seulement pour le protoplasma de ces cellules, réduit à des proportions infimes.

La cellule adipeuse est un véritable *élément glandulaire*, spécifique, produisant de la graisse par son activité propre aux dépens de matériaux nutritifs qui lui sont apportés du dehors par le sang. Ces matériaux sont d'ailleurs de diverse nature ; les uns sont déjà des graisses apportées au tissu adipeux par le sang ; qui les a reçues des voies chyleuses, si ces graisses sont identiques à celles de la cellule, elles pourront être fixées par une addition simple ; si elles sont différentes, elles subiront un remaniement

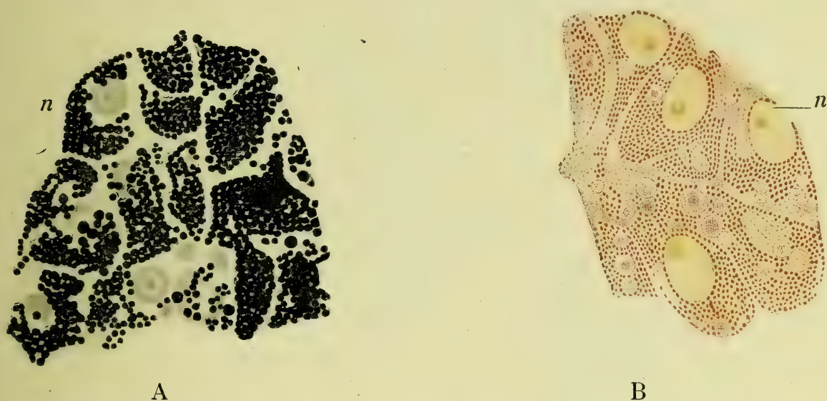


Fig. 509. — *Cellules du tissu graisseux sous-cutané d'un Chien âgé de trois jours.*

A, cellules avec globules graisseux. — B, cellules avec granula d'Altmann, après dissolution de la graisse et coloration des granules. — *n*, noyaux des cellules graisseuses. × 700. D'après Metzner.

qui complétera le phénomène très important dont les ganglions lymphatiques du mésentère ont été le siège principal, c'est-à-dire la transformation des acides gras d'espèces variées en ceux dont la présence constitue une constante du tissu assimilateur.

Mais la vraie fonction spécifique de la cellule graisseuse est la production de ces graisses aux dépens de matériaux non graisseux, hydrates de carbone et albuminoïdes. Bien que l'on ne soit pas encore fixé sur la question de savoir si ces albuminoïdes fournissent les graisses directement ou grâce à un passage préalable à l'état d'hydrates de carbone, le phénomène résultant n'en est pas moins certain, et c'est bien lui qui représente la véritable activité de la cellule graisseuse. Cette transformation grasse se poursuit très vraisemblablement grâce à l'intervention de ferments cellulaires spéciaux ; puis la saponification de la graisse et sa restitution à l'organisme, lorsqu'il en est besoin, sont produites soit par le jeu de ferments antagonistes, soit même par l'action réversible des premiers, idée plus en accord avec les données de la chimie moderne. La cellule graisseuse est donc une espèce très bien caractérisée par sa double « fonction lipasique » et « antilipasique ».

L'élaboration de la graisse est bien due à un véritable phénomène sécré-

toire, dont on est cependant loin de connaître toutes les conditions et toutes les phases. Ce qui tend à montrer qu'il s'agit bien d'une véritable sécrétion, ce sont les changements d'aspect du noyau (Sack, Unna) observés ici comme dans les autres éléments sécréteurs au cours de l'élaboration glandulaire.

La nature glandulaire de la cellule adipeuse est prouvée mieux encore par l'important fait suivant, constaté par Altmann et ses élèves (Krehl, Metzner) ; cette cellule, à l'état jeune, avant que commence la période fonctionnelle de sa vie, renferme ces grains que nous avons appelés granula ou bioblastes d'Altmann et dont nous avons fait les éléments fondamentaux, qu'on trouve indistinctement dans toute cellule glandulaire et qui précèdent et produisent la substance sécrétée (ici la graisse), propre à chaque cellule sécrétrice (fig. 509). Ces grains sont le substratum sur lequel la graisse se dépose et probablement les agents de la transformation chimique de laquelle résulte la graisse. Dans une cellule graisseuse en activité, ils se colorent sous l'influence de l'acide osmique ; ils ont donc fixé la graisse sur leur substance. La coloration est tantôt et le plus souvent noire, tantôt d'un jaune brun, selon la nature de la graisse formée ; la teinte noire est due à l'acide oléique ou à l'oléine, seuls capables de réduire l'acide osmique en noir pur (Altmann, Starke). Tantôt la coloration du grain est totale, tantôt elle n'est que partielle, limitée à la périphérie du grain, qui se montre alors entouré d'un anneau noir ou coiffé d'un croissant noir ; dans le premier cas la graisse oléique a envahi toute l'épaisseur du grain, tandis que dans le second la partie centrale du grain ou bien n'a pas formé de graisse ou bien a produit une graisse non oléique, incapable de réduire l'acide osmique et de fixer l'osmium. Les caractères macroscopiques de la graisse à l'état frais sont d'ailleurs passablement variables. Sa coloration, habituellement blanche ou d'un blanc jaunâtre, est souvent jaune, rouge, quelquefois même verte ou bleue. La graisse peut donner lieu à des phénomènes de phosphorescence.

A l'appui du caractère glandulaire des éléments adipeux, on peut encore faire valoir des faits d'ordre anatomique et embryologique, comme l'agencement des cellules adipeuses, la vascularisation abondante des organes adipeux. Les cellules graisseuses en effet sont disposées par petites masses ou lobules, comparables à des lobules glandulaires et appelées *lobules adipeux*. Ceux-ci, comme on le sait pour les Vertébrés, depuis les recherches de Kölliker et de Toldt, résultent de l'accroissement puis de la segmentation de petites masses qui, chez l'embryon, forment autant d' « organes graisseux primitifs », de nombre et de situation fixes pour chaque espèce animale. Les cellules adipeuses, d'après ce fait embryologique, ne proviennent pas d'éléments conjonctifs quelconques ayant subi au hasard une transformation graisseuse, mais dérivent d'ébauches embryonnaires aussi bien déterminées que celles qui donnent naissance au foie, au pancréas et aux autres organes glandulaires. A l'intérieur des lobules adipeux, les cellules contractent les rapports les plus intimes avec les vaisseaux sanguins dont elles tirent les matériaux de leur sécrétion ; par exemple, chaque cellule sera contenue dans une maille vasculaire qui l'entoure étroitement de toutes parts (fig. 510). Chaque lobule adipeux équivaut à un lobule d'une glande ordinaire, et les vaisseaux sanguins qui l'alimentent et forment le pédicule

auquel il est suspendu, représentent le canal excréteur de cette partie de la glande adipeuse (fig. 510). Chez les Insectes, les organes graisseux sont pourvus d'un système trachéen extraordinairement riche, et, dans certains cas même, on a vu les trachées pénétrer à l'intérieur des cellules adipeuses.

A côté des cellules graisseuses vraies, dont la fonction propre est de produire la graisse, et qui sont spécifiques et différenciées dans le sens de cette fonction, des éléments quelconques peuvent accidentellement se charger de graisse, se « graissifier » ; ces éléments « graissifiés » ne sont pas de véritables cellules graisseuses. Nous réserverons du reste la ques-

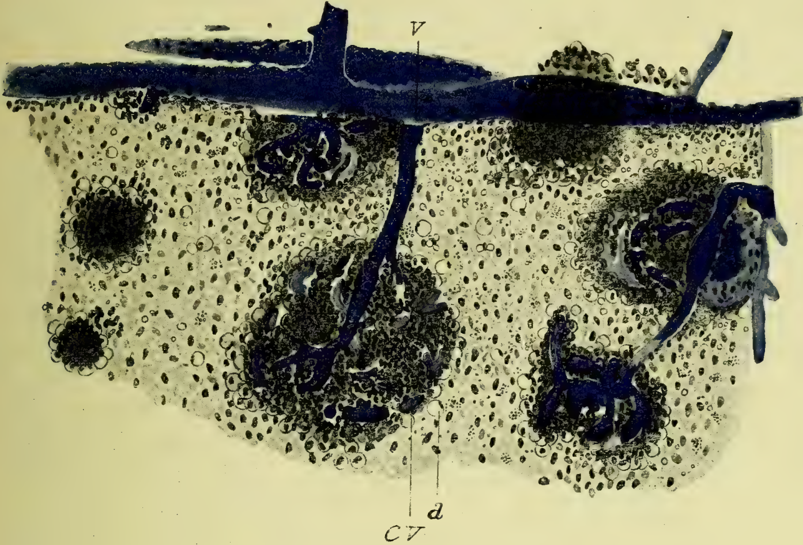


FIG. 510. — *Organes graisseux primitifs d'un embryon de Mouton.*

Embryon de 30 cm. Injection des vaisseaux. — *a*, cellules adipeuses. — *cv*, capillaires sanguins dans les mailles desquels les cellules adipeuses sont situées. — *v*, vaisseaux principaux (artères et veines) qui forment le pédicule du lobule adipeux et en représentent fonctionnellement le canal excréteur. × 100.

tion de savoir si la présence de la graisse dans leur intérieur est un signe de l'activité cellulaire, ou si elle est un stigmate de dégénérescence.

III. Œnocytes

On désigne sous ce nom, depuis Wielowiejski, des éléments du tissu conjonctif des Insectes, que caractérise leur couleur jaune (de vin blanc) ; Graber a changé cette dénomination en celle mieux choisie de « xanthocytes ». Ce sont de grandes cellules, colorées en jaune, renfermant des grains jaunes ou rouges, cellules libres, mais non mobiles, ou bien lâchement unies entre elles, qui sont réparties dans tous les points du corps, même en plein organe adipeux et offrent souvent une disposition régulière et métamérique. Ces éléments sont sans doute excréteurs et exercent une action dépurative sur le liquide nourricier. Les œnocytes sont

apparentés aux cellules adipeuses et aux éléments du sang, si bien que Wielowiejski, Graber et d'autres auteurs ont réuni tous ces éléments en un même tissu, tissu hématique ou hémostéatique. Comme l'a montré Weismann le premier, en étudiant le développement des Mouches, le corps adipeux y provient sans doute de l'ectoderme ; il en est de même pour les œnocytes selon Tichomiroff et Graber ; les éléments du sang, à leur tour, dériveraient d'après C. Schaffer, du corps adipeux et, par conséquent, en dernier ressort, de l'ectoderme. On voit donc que ces divers éléments cellulaires ne sont mésenchymateux qu'en apparence et n'appartiennent au mésenchyme que topographiquement ; ils sont, chez les Insectes, d'origine épithéliale et ectodermique.

IV. Cellules pigmentaires

A. **Les cellules pigmentaires et le pigment en général.** — Les *cellules pigmentaires* ne le cèdent guère aux cellules adipeuses en importance. Elles produisent ces substances appelées *pigments* que nous connaissons déjà. Rappelons seulement quelques données essentielles. Dans l'acception la plus générale du terme, le pigment est toute matière dissoute ou figurée qui imprègne et colore les tissus. Il peut donc y avoir une foule de pigments : la chlorophylle, la matière colorante du sang, le pigment des cellules nerveuses, etc. ; il ne sera ici question que du pigment figuré. Le pigment est libre ou contenu dans des cellules : la coloration du sang des Vertébrés est due à un pigment, l'hémoglobine, qui imprègne les cellules, les globules du sang ; le liquide sanguin des Invertébrés doit au contraire sa coloration à un pigment extracellulaire dissous dans le liquide; nous ne nous occuperons, bien entendu, dans cet article consacré aux cellules pigmentaires, que du pigment cellulaire. A ne considérer que le pigment figuré inclus dans les cellules, la question demeure encore trop étendue, et il convient de la restreindre ; car si un très grand nombre de cellules renferment des pigments, quand on parle de pigment on a en vue une substance bien déterminée, ou tout au moins caractérisée par des propriétés bien spéciales. C'est ainsi que chez les Vertébrés, par exemple, on trouve une série de pigments noirs ou d'un brun noirâtre, auxquels on a donné le nom de *mélanines*, et qui se ressemblent tous par certains côtés ; ces mélanines, que l'on trouve dans la peau, les cheveux, la choroïde de l'œil, certains néoplasmes, etc., sont toutes insolubles dans l'eau, l'alcool, le chloroforme, les acides dilués. Elles se dissolvent dans les alcalis, avec plus ou moins de difficulté suivant leur nature et leur provenance. Certaines analyses de ces pigments, extraits de foies sarcomateux, de l'urine, etc., y ont révélé une quantité notable de fer ; mais ces corps sont fort difficiles à purifier, et les recherches les plus récentes (Landolt) sur le pigment normal de la choroïde, qui est aujourd'hui le mieux connu et le plus pur obtenu, y ont montré l'absence du fer. On n'a aucune raison pour penser, comme on l'a dit longtemps, que les pigments mélaniques dériveraient de la matière colorante du sang. Il y a bien une parenté chimique certaine entre les deux

groupes de substances (abstraction faite du fer), mais les données actuelles permettraient d'envisager, au point de vue de leur genèse chimique, les pigments mélaniques comme frères des pigments hématiques, bien plutôt que comme leurs fils. On peut admettre, en langage cytologique, que la cellule pigmentaire fabrique des mélanines comme l'érythroblaste fabrique des hématines, peut-être bien aux dépens des mêmes matériaux, dont il fau-

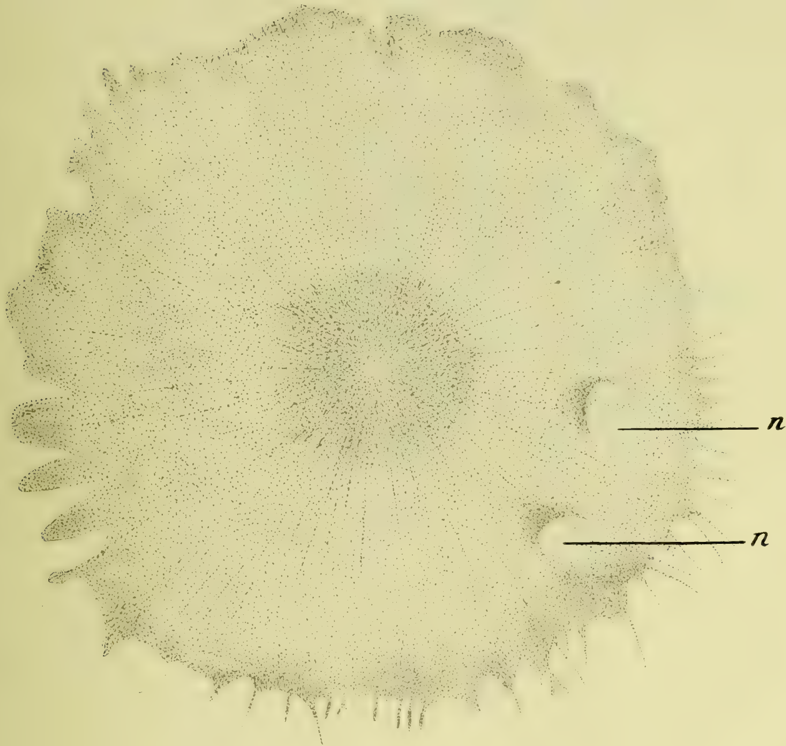


FIG. 511. — *Cellule pigmentaire sous-tégumentaire de la tête du Brochet* (L. Esoxlucius). *n*, *n*, noyaux. × 125.

drait chercher l'origine dans la portion tryptophanique des molécules albuminoïdes.

Il faut se garder de confondre les *pigments endogènes* vrais avec des pigments accidentels, tels que le charbon, le fer et l'argent métallique, qui imprègnent les cellules, produisent dans l'organisme les phénomènes d'« anthracose », d'« argentose », de « sidérose », et qui tous, étant apportés du dehors, peuvent être réunis dans le groupe des *pigments exogènes*.

Mais la question a besoin d'être limitée davantage encore. Le pigment figuré cellulaire et mélanique est tantôt accidentel, tantôt constant dans une cellule. On pourra distinguer sous le nom de *cellules pigmentées* celles qui ne le présentent qu'accidentellement, et sous celui de *cellules pigmentaires* les cellules où ce pigment est constant, et qui sont caractérisées par

sa présence. Pour fixer les idées, nous dirons que les cellules pigmentées seraient aux cellules pigmentaires ce que sont les éléments graissifiés aux cellules graisseuses. La pigmentation, dans les cellules pigmentées, peut être considérée comme un accident de l'évolution de ces cellules, et a pu

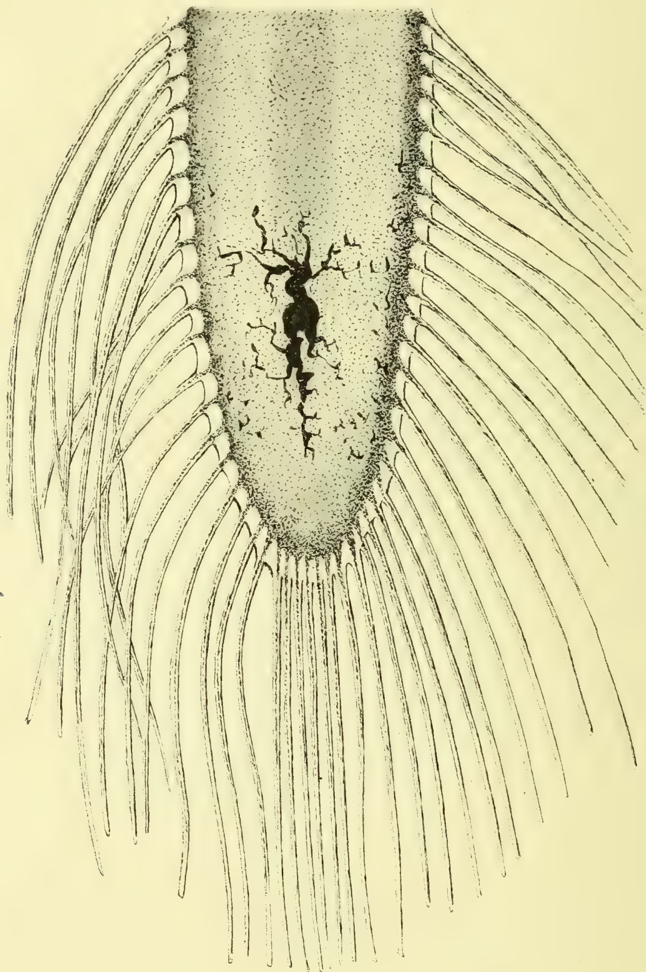


Fig. 512. — *Une des plaques du telson d'une* Mysis.

Cellule pigmentaire énorme placée sur la ligne médiane de la plaque. Poils garnissant les bords de la plaque du telson. × 20.

être qualifiée de « dégénérescence », de « maladie pigmentaire », car elle est souvent un symptôme prémonitoire de la mort de la cellule. Elle est au contraire la finalité normale des cellules pigmentaires. Tandis que les premiers peuvent être des éléments quelconques, épithéliaux, nerveux, mésenchymateux, quand on parle de cellule pigmentaire, on comprend par là une espèce cellulaire déterminée, cellule mésenchymateuse nutritive et fixe ; c'est du moins ainsi que nous voulons limiter l'emploi de ce mot.

B. **Exemples de cellules pigmentaires.** — Voici maintenant des exemples de cellules pigmentaires.

La figure 511 représente une cellule pigmentaire prise sous les téguments de la tête du Brochet. Remarquons tout d'abord sa coloration brun foncé ; elle est due à la présence de nombreux grains, affectant une disposition radiée autour d'un centre, qui est le centrosome, et respectant deux taches claires elliptiques, situées excentriquement, qui sont les noyaux. Ces grains bruns sont des grains pigmentaires, et la substance qui les constitue est du pigment. La Grenouille, la Salamandre renferment en grand nombre des cellules pigmentaires semblables, disséminées dans le mésenchyme de tous les organes. L'œil est un lieu de prédilection pour ces cellules pigmentaires, qui forment des couches presque continues d'éléments irrégulièrement ramifiés ou polygonaux dans tout le système choroïdien (choroïde, *lamina fusca*, iris).

La figure 512 donnera une idée de ce que sont les cellules pigmentaires chez les Invertébrés, où elles sont extrêmement répandues aussi. Elles ont des formes extrêmement rameuses, atteignent souvent des dimensions colossales, et sont fréquemment disposées d'une façon régulière et symétrique. Leur constitution n'offre d'ailleurs rien à signaler de particulier, qui les distingue de celles des Vertébrés.

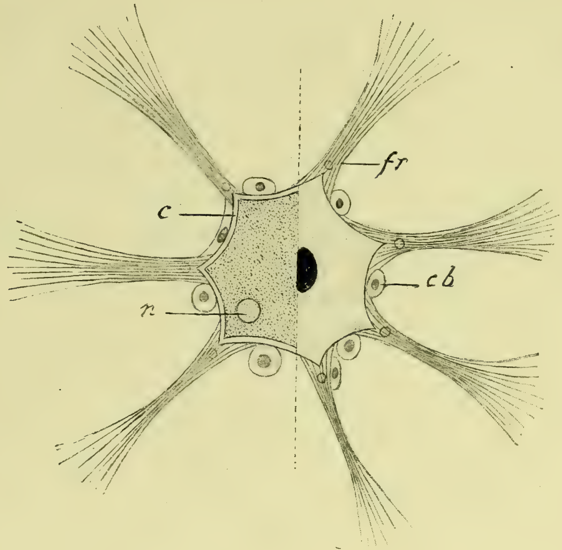


FIG. 513. — *Schéma d'un chromatophore de la Sèche* (Sepia officinalis L.).

A gauche de la ligne verticale pointillée, la cellule chromatique est supposée étalée ; à droite, son protoplasma est représenté contracté en une demi-sphère. — *n*, noyau du chromatophore. — *cb*, cellules bordantes. — *c*, capsule du chromatophore. — *fr*, fibres radiées. D'après JOUBIN.

Les cellules pigmentaires, nommées aussi *chromoblastes*, *chromatoblastes*, *chromatophores*, sont très répandues dans la série animale, surtout dans les téguments d'une foule d'animaux (Némertiens, Hirudinées, Céphalopodes, Crustacés, Poissons, Amphibiens, Reptiles), dans l'organe de la vision, où leur existence est générale, et aussi dans la profondeur de l'organisme, comme, par exemple, dans le mésentère des Amphibiens. Ce sont des cellules conjonctives mésenchymateuses, quoique les chromatophores des Céphalopodes passent pour des éléments ectodermiques émigrés sous la peau. Souvent de grande taille, les chromatoblastes atteignent chez les Céphalopodes le maximum de leurs dimensions. Ils sont habituellement de

forme ramifiée, leurs ramifications irradiant au loin autour du centre de la cellule.

Les chromatophores des Céphalopodes méritent une place à part ; car ils sont plus que de simples cellules, ce sont des complexus cellulaires, de véritables appareils chromatophoriques. La peau de la Sèche convient bien pour l'étude de ces formations. Elle comprend plusieurs couches, dont l'une est formée par les chromatophores. Chacun de ceux-ci se compose des parties suivantes (fig. 513) : 1° une cellule principale, de forme polygonale étoilée, la cellule pigmentaire ou chromatophore proprement dit, chargée



Fig. 514. — *Cellules pigmentaires de la peau de la tête du Brochet et leurs nerfs.*

Sphère attractive figurant une tache claire centrale. Noyaux représentés par deux taches claires elliptiques situées excentriquement. Nerfs en noir; ceux de la face supérieure de la cellule en noir plus foncé; ceux de la face opposée en gris; passage en certains points *x* des nerfs de l'une des faces à l'autre; *a, a*, extrémités des nerfs supposées sectionnées. D'après Ballowitz.

d'un pigment dont la coloration varie du jaune au noir, et se décomposant en deux parties, l'une centrale, dense, contenant le noyau, l'autre périphérique, plus liquide ; au repos la masse centrale se contracte en une boule, tandis qu'à l'état d'activité elle s'étale et remplit toute la cavité cellulaire ; — 2° des cellules bordantes formées par les éléments conjonctifs du voisinage; — 3° des fibres radiées, attachées aux angles de la cellule principale, considérées par les uns (Joubin) comme des fibres conjonctives, par les autres (Blockmann, Solger) comme des éléments musculaires, de l'état de contraction ou de repos desquels résulte l'étalement ou le ratatinement de la cellule pigmentée.

C. **Fonctions des cellules pigmentaires.**— Les cellules pigmentaires étendent d'ordinaire au loin leurs prolongements très ramifiés. Très contractile aussi, leur masse peut se rassembler et se condenser en une boule noire. Ce phénomène, habituellement attribué à la rétraction des prolongements dans

la masse centrale, est susceptible aussi d'une autre explication. Car ces prolongements, on peut les voir persister autour de la boule noire ; mais ils sont alors vides de pigment, par conséquent pâles et difficiles à apercevoir. Il faut donc admettre que le pigment, quittant les prolongements, s'est retiré dans la masse centrale, s'est accumulé dans la boule noire, par un véritable mouvement intraprotoplasmique. Ce mouvement est sans doute sous la dépendance des nerfs que Brücke, Ballowitz ont vus se terminer à la surface de la cellule pigmentaire (fig. 514).

Quoi qu'il en soit de l'explication du phénomène, le fait grossier est que des cellules très colorées, absorbant la lumière, qui couvraient, se touchant presque, le tégument sur la presque totalité de son étendue, se sont rapetissées en boules, laissant entre elles de larges intervalles accessibles aux rayons lumineux. Il en résulte que la contraction de ces cellules noires non seulement aura pour effet de rendre plus pâle la coloration du tégument, mais aura aussi pour conséquence de changer cette coloration, en découvrant et démasquant des couches plus profondes qui peuvent avoir une coloration propre, une coloration rouge, par exemple, due à une couche sous-jacente de cellules pigmentaires rouges, ou une coloration bleue, produite physiquement par des jeux de lumière dans un tissu de structure particulière. C'est à la contraction des chromoblastes sous-tégumentaires et aux effets immédiats de cette contraction qu'on attribue les changements subits de la couleur de la peau chez la Sèche, le Caméléon et tant d'autres animaux, ou encore le phénomène plus lent d'adaptation, qu'on appelle « homochromie », et par lequel les animaux, dans un but de défense, imitent la couleur du support sur lequel ils vivent. Ces changements de coloration ont donné lieu autrefois à des expériences très intéressantes de Brücke, P. Bert et de G. Pouchet. Bien avant que l'on connût, pour les avoir constatés directement sous le microscope, les nerfs aboutissant aux cellules pigmentaires, ces expériences avaient permis de conclure indirectement, mais sûrement à l'existence de ces nerfs. Pouchet constata ce fait curieux qu'en aveuglant des animaux, les changements de coloration du tégument ne se produisent plus. Il en conclut que ces changements se produisent par voie réflexe, et qu'ils sont sous la dépendance de nerfs chromatiques ou pigmentaires spéciaux qui sont en relation d'autre part avec l'appareil visuel. La « fonction chromatique », c'est-à-dire la propriété qu'a l'animal de changer de couleur, est un ensemble d'actions réflexes sur les chromatoblastes, réflexes dont le point de départ peut être l'impression visuelle résultant des propriétés actiniques du milieu ambiant, dont les nerfs pigmentaires sont les conducteurs, et dont les effets sont l'expansion ou le retrait des chromoblastes produisant enfin les changements de couleur du tégument.

Mais ces changements de coloration ne suffisent évidemment pas, quelqu'intéressants qu'ils paraissent, à épuiser la finalité des cellules pigmentaires. Ce ne sont d'ailleurs que des effets, qui ne peuvent nous renseigner sur la fonction propre et la réelle nature de ces cellules. La dernière raison d'être et le rôle véritable des cellules pigmentaires est une fonction glandulaire : c'est de produire, par leur activité propre, une substance, le pigment, tout comme les cellules du pancréas forment du trypsinogène, ou comme les cellules graisseuses élaborent la graisse. La substance pigmen-

taire, une fois produite, peut être dissoute et détruite à la suite de processus chimiques encore obscurs, et sous certaines influences qui s'exercent précisément dans les régions, le tégument, l'œil, où les cellules pigmentaires se rencontrent en abondance. Les expériences de Flemming et de Fischel ont montré l'influence de la lumière et de la température sur la coloration de la peau des larves de Salamandre par exemple. Voici le protocole des expériences de Flemming. Un premier lot de larves a été placé dans un endroit froid, dans un vase blanc et près de la fenêtre ; un deuxième, placé dans ce même endroit froid, a été tenu à l'obscurité ; un troisième a été mis dans une chambre chauffée, dans un vase blanc et près de la fenêtre ; un quatrième dans la même chambre a été gardé à l'obscurité. Or, on pouvait constater au bout de huit jours que dans le troisième lot, qui avait reçu à la fois le plus de chaleur et de lumière, le tégument des larves avait le plus pâli, la perte de pigment, la dépigmentation y ayant été le plus considérable. La décoloration et le changement de couleur de la peau ne doivent donc pas seulement être attribués à la contraction des cellules pigmentaires, mais encore à la destruction du pigment dans ces cellules. On comprend que, dans les conditions normales de l'existence, la succession des phases de production et de destruction pigmentaires constitue un mouvement nutritif et glandulaire qui a sans doute divers usages suivant les localités où il se produit et qui joue un rôle important dans l'économie animale.

D. **Cellules pigmentées.** — A côté des cellules pigmentaires, qui sont des éléments mésenchymateux, où la pigmentation est un attribut constant et dont elle est la finalité normale, nous avons distingué les cellules pigmentées.

Dans ce groupe, nous rangerons des cellules quelconques chargées de pigment, qui ne sont pas mésenchymateuses, ou dans lesquelles la formation de pigment n'est qu'inconstante et accidentelle. En voici des exemples. Quand un amibocyte se charge de pigment qu'il charrie à travers l'organisme, il devient cellule pigmentée, et ne saurait être assimilé à une cellule pigmentaire telle que celles que nous venons d'étudier. Des cellules ectodermiques, telles que celles de l'épiderme et de ses annexes (poils, plumes) chez les Vertébrés, sont fréquemment pigmentées ; ce ne sont cependant pas de véritables cellules pigmentaires. On sait combien la pigmentation de la peau chez l'Homme et les autres Mammifères varie selon les individus, les races, les régions du corps, les saisons, les influences météorologiques, les circonstances normales ou pathologiques. La peau est pigmentée chez les bruns, dans la race nègre, au niveau du mamelon et de l'aréole, du pénis et du scrotum ; elle l'est plus en été, elle cesse de l'être en hiver, où les animaux prennent une fourrure blanche ; elle devient très pigmentée au niveau des éphélides ou taches de rousseur, dans les cas de mélanose, de maladie bronzée d'Addison, etc. On voit alors le plus habituellement que la couche profonde de l'épiderme est le siège principal du pigment. On a beaucoup discuté sur la question de savoir si les cellules épithéliales peuvent fabriquer du pigment, ou si celui-ci leur parvient tout formé, apporté par des cellules mésenchymateuses profondes. En faveur de la première manière de voir, on peut faire valoir plusieurs faits : on a vu le pigment apparaître tout d'abord chez l'embryon dans l'épiderme ; les cellules épithéliales pigmentées qui recouvrent les cônes et bâtonnets de la rétine des Vertébrés, fabriquent cer-

tainement leur pigment ; plusieurs auteurs ont vu le pigment se former sur les fibrilles protoplasmiques mêmes des cellules épidermiques. La deuxième opinion, qui admet le transfert du pigment, s'appuie sur la présence, dans l'épaisseur même de l'épiderme, de cellules pigmentées étrangères à l'épiderme et venues de la profondeur, ainsi que le montre la figure 515. Il est possible que les deux processus soient réalisés.

E. **Mode de formation du pigment.**— Quelle idée faut-il se faire de la fabrication du pigment? Est-elle à considérer comme un véritable acte glandulaire ? On peut répondre presque à coup sûr par l'affirmative. Il y a dans les cellules pigmentaires des traits de la constitution d'une cellule glandulaire. On y a trouvé en effet, avant tout dépôt de pigment, les granules d'Altmann et les plasmosomes d'Arnold, forme constante et banale des produits de sécrétion. La cellule pigmentaire extrait du sang, par un acte véritablement sécrétoire, et fixe sur ses plasmosomes et ses granules la substance nécessaire pour faire un produit spécial, le pigment mélanique. Il en serait même ainsi, d'après Arnold, pour le cas de la sidérose, de la pigmentation des cellules par le fer, qui serait pareillement assimilable à un acte glandulaire et ne serait pas une infiltration passive de la cellule. De là devient vaine et inexacte la distinction de deux théories, autogène et hématogène, de la pigmentation ; la première soutenant que les cellules fabriquent elles-mêmes leur pigment, la deuxième qu'elles tirent leur pigment de la matière colorante du sang. Il faut dire que les cellules pigmentaires élaborent elles-mêmes une matière qu'elles empruntent au milieu, selon la règle imposée à tout élément glandulaire.

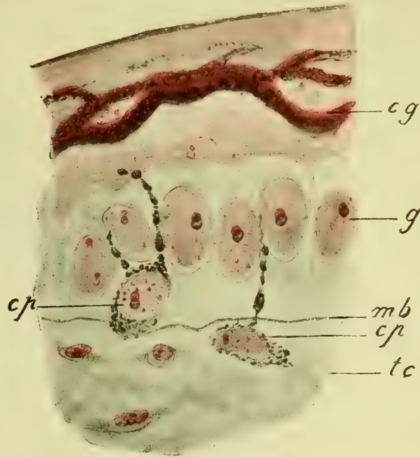


Fig. 515. — *Tégument de la queue chez un embryon de Lézard* (Lacerta vivipara Jacq.) (*de 3 centimètres de longueur totale*).

g, couche germinative de l'épiderme. — *cg*, équivalent de la couche granuleuse (*stratum granulosum*) des Mammifères. — *mb*, membrane basale séparant l'épiderme et le derme. — *tc*, tissu conjonctif du derme. — *cp*, *cp*, cellules pigmentaires ; l'une a envoyé un prolongement dans l'épithélium ; l'autre y a complètement pénétré. × 500.

Article 5. — CELLULES DE LEYDIG. CELLULES PLASMATIQUES, CELLULES-ENGRAIS, CELLULES INTERSTITIELLES DU TESTICULE ET DE L'OVAIRE

Indépendamment des cellules graisseuses et pigmentaires, qui sont bien caractérisées par leurs produits, le tissu conjonctif des Vertébrés et des Invertébrés contient un grand nombre d'espèces cellulaires, dont la nature est encore en grande partie énigmatique.

A. **Cellules de Leydig.** — On désigne chez les Invertébrés sous le nom de *cellules de Leydig* (fig. 516) des cellules vésiculeuses, grandes et claires, à contenu en grande partie aqueux, semé de grains de sécrétion ; elles sont disséminées en grand nombre dans le mésenchyme des Mollusques, des Crustacés Décapodes, des Insectes. Ces cellules sont d'importantes fabriques et d'abondants dépôts de réserves. Un de leurs produits les plus constants est le glycogène, qu'elles fabriquent et accumulent en grande quantité à certains moments, à la suite des périodes de nutrition abondante. Chez les Gastropodes Pulmonés, ces cellules, que Brock et Barfurth ont surtout étudiées et que le premier a nommées « cellules plasmatiques », atteignent

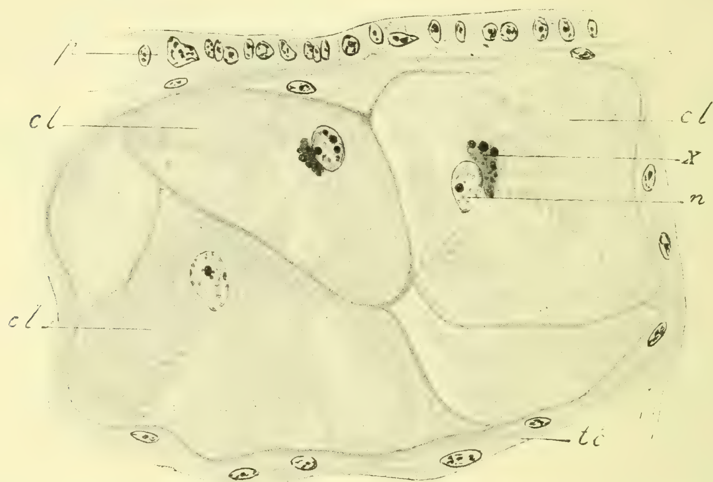


Fig. 516. — *Cellules de Leydig chez un Mollusque Gastropode Pulmoné* (Helix pomatia L.).
cl, cellules de Leydig. — *n*, leur noyau. — *x*, corps indéterminé (*Nebenkern ?*) — *p*, épithelium d'un tube efférent de la glande hermaphrodite. — *tc*, tissu conjonctif. × 300.

un très beau développement. Les cellules de Leydig ne comprennent pas seulement des éléments de réserve ; mais il y a parmi elles des éléments excréteurs, des reins d'accumulation, dans lesquels s'accumulent et demeurent pendant des mois les substances colorantes injectées à l'animal (Cuénot).

B. **Cellules plasmatiques et cellules-engrais.** — En étudiant avec le secours des couleurs d'aniline le tissu conjonctif des Vertébrés dans des régions très diverses du corps, Waldeyer avait reconnu qu'un certain nombre des cellules de ce tissu prennent par certaines couleurs basiques, telles que les violets (de dahlia, de gentiane), une teinte plus foncée et caractéristique, en même temps qu'elles se distinguent des autres par leur contenu plus granuleux. Il donna le nom de cellules plasmatiques (*Plasmazellen*) à ces éléments, dont beaucoup d'auteurs ont confirmé plus tard les caractères distinctifs.

Ehrlich distingua, dans le grand groupe des cellules plasmatiques de Waldeyer, et sépara des autres cellules des éléments qui, par les colorants basiques, les violets notamment, prennent une teinte spéciale, différente de celle de la couleur même du réactif et de celles que ce réactif communique

aux autres cellules, bref font virer la couleur (coloration métachromatique) ; par exemple le protoplasma des cellules distinguées par Ehrlich, au lieu de prendre avec le violet de gentiane une teinte bleu violacé, se colore en rouge violet. Ces cellules diffèrent aussi des autres cellules plasmatiques de Waldeyer par la grosseur des grains contenus dans leur cytoplasme ; ces grains y prennent le caractère de véritables enclaves. Ehrlich nomma ces éléments *Mastzellen* (expression que l'on peut traduire par le terme « *cellule-engrais* »), parce qu'il voulut y voir des cellules de réserve.

Rien n'est plus facile que de montrer ces cellules. Il suffit d'arroser



Fig. 517. — *Mésentère du Rat, montrant les Mastzellen ou cellules-engrais.*
cf, cellules conjonctives ordinaires. — *mz*, cellule basophile (cellule-engrais ou *Mastzelle*). — *fc*, faisceaux conjonctifs. — *fe*, réseau de fibres élastiques. × 250.

avec un peu de violet de dahlia la surface d'un mésentère de Rat ou de Grenouille, pour voir se colorer rapidement en rouge violacé et avec une élection parfaite des éléments qui ne sont autres que les *Mastzellen* (fig. 517). Ce n'est pas le cas d'énumérer ici toutes les localités mésenchymateuses dans lesquelles les « cellules-engrais » ont été décrites. Disons seulement que, dans ces diverses régions, c'est le long des vaisseaux sanguins qu'elles se montrent surtout disposées.

Les *Mastzellen* sont caractérisées par la réaction colorée basophile et métachromatique que donnent leurs grains de sécrétion. Mais la nature chimique exacte de ces grains est encore inconnue ; on a seulement remarqué l'affinité très grande que la substance des cellules-engrais présente avec la mucine, de telle façon que quelques auteurs, tels que Raudnitz, Hoyer, en ont fait soit un composé de matière amyloïde et de mucine, soit une

sorte de mucine. Un autre caractère des « cellules-engrais » est la facilité avec laquelle elles se désagrègent en une poussière formée par leurs grains

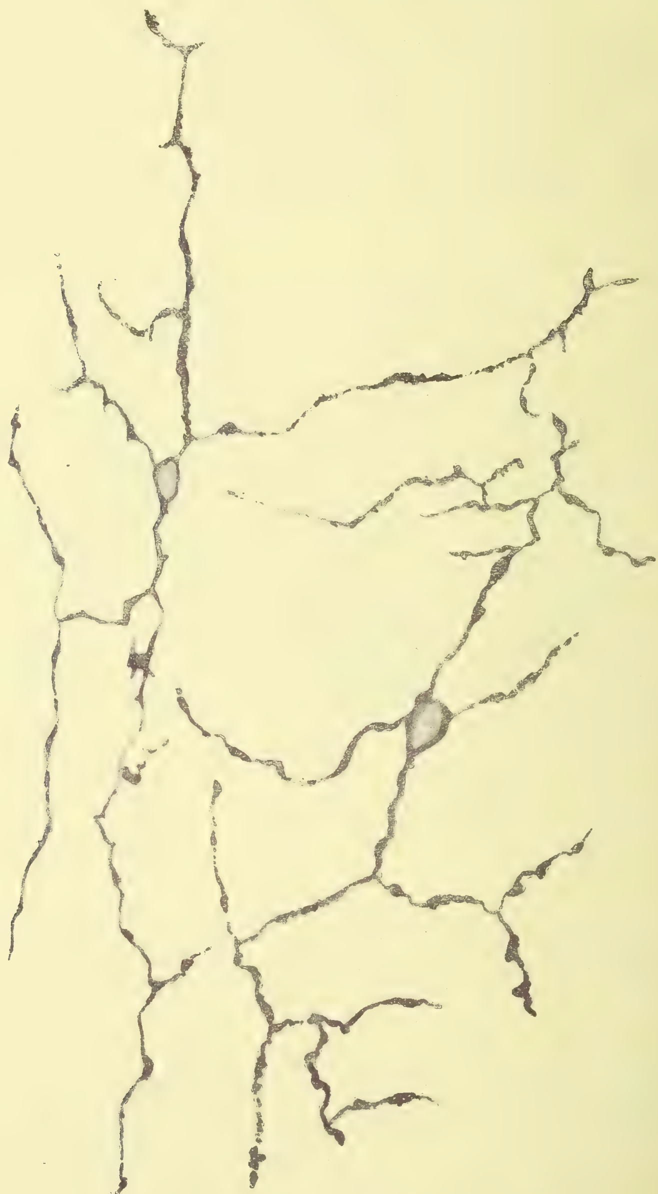


FIG. 518. — *Clasmatocytes d'un Triton* (Triton cristatus LAUR.). × 250.

de sécrétion, si bien qu'il est relativement difficile de les voir entières et inaltérées.

L'idée qu'on s'est fait de la signification physiologique de ces cellules procède de la constatation de ces divers caractères : les circonstances où on les trouve, leur réaction chimique, leur facile désagrégation. Ce sont des

cellules glandulaires, issues d'éléments mésenchymateux du tissu conjonctif, qui se forment en abondance dans les endroits du corps et dans les circonstances où la nutrition est portée à son maximum, dans les parties enflammées et les tumeurs par exemple, et qui, siégeant le long des vaisseaux, sont bien placées pour les besoins de leur sécrétion. Celle-ci, basophile, est formée d'une matière albuminoïde, d'une sorte de mucine. Ce sont (Unna, Cajal, Calleja) des glandes monocellulaires du tissu conjonctif, qu'on peut appeler cellules engrais ou cellules alimentaires; elles sécrètent une matière qui se désagrège, puis se dissout et se mêle au plasma interstitiel des organes pour lui communiquer des qualités alimentaires et peut-être aussi bactéricides.

Chez les Invertébrés, il peut y avoir des cellules identiques aux *Mastzellen* des Vertébrés ; telles sont les « cellules mucoïdes » signalées par Cuénot chez les Gastropodes Pulmonés.

Les clasmatocytes de Ranvier (fig. 518) sont en quelque sorte des *Mastzellen ;* ils en ont bien les caractères : situation périvasculaire, basophilie des grains de sécrétion, désagrégation facile ; ils en diffèrent par leur très grande dimension et leur forme très irrégulièrement ramifiée. Leurs prolongements étant très longs, très minces, sont d'une grande fragilité et peuvent se détacher du corps de la cellule ; leur substance se désagrège alors, et les grains de sécrétion basophile restent sur place. Ce phénomène d'effritement cellulaire, que Ranvier a désigné du nom de « clasmatose », a pour but, selon lui, de céder aux tissus les matériaux nutritifs de la cellule. L'excrétion, dans ces éléments, comme dans les *Mastzellen*, se ferait donc par destruction partielle ou totale de la cellule, en somme par le mode holocrine. On avait cru d'abord que les clasmatocytes étaient propres aux seuls Batraciens Urodèles, chez lesquels ils atteignent un grand développement ; on sait aujourd'hui que les Mammifères possèdent aussi cette espèce cellulaire, mais ses caractères, d'après Jolly, sont différents de ceux des *Mastzellen* et des autres clasmatocytes.

C. **Cellules interstitielles du testicule et de l'ovaire.** — On sait depuis longtemps que, dans les testicules des Vertébrés supérieurs et notamment des Mammifères, entre les tubes séminifères, le tissu mésenchymateux ou conjonctif présente des cellules spéciales qu'en raison de leur situation dans les intervalles des tubes on a nommées *cellules interstitielles du testicule* (fig. 519). Ces éléments, de forme fréquemment polyédrique, qui, comme les « cellules-engrais », avoisinent les vaisseaux, sont, comme ces dernières, de véritables cellules glandulaires. Les produits qu'elles sécrètent sont, du reste, des plus variés; ce sont : de la graisse, très abondante chez les Reptiles, du pigment, qui est plutôt un résidu de fabrication qu'un produit de sécrétion, des matières albuminoïdes à forme cristalline (cristalloïdes de Reinke (fig. 519), « filaments cristalloïdiens » de Mathieu, diverses substances signalées par Regaud). La sécrétion, d'après ce dernier auteur, est holocrine ; elle est suivie de la désagrégation complète de la cellule.

Quant au rôle de ces cellules, on doit provisoirement le considérer comme double. D'une part, en effet, les cellules interstitielles paraissent être en relation avec la spermatogénèse et fournir des produits que les spermatozoïdes utilisent pour leur développement ; Plato, Friedmann et

Regaud admettent que le matériel nutritif formé par les cellules interstitielles traverse la paroi des tubes à l'état de dissolution, peut-être même en passant par des orifices de cette paroi. D'autre part, les cellules interstitielles forment dans leur ensemble un organe testiculaire indépendant de la spermatogenèse, puisque Hansemann et d'autres auteurs ont trouvé ces cellules très abondantes et très actives dans des cas pathologiques ou tératologiques, où la spermatogenèse était abolie, et inversement dans d'autres cas; aussi admet-on aujourd'hui que les cellules interstitielles représentent une glande spéciale enchevêtrée dans la glande séminale, la glande interstitielle du testicule, qui déverse dans le milieu intérieur une sécrétion interne, de nature encore inconnue.

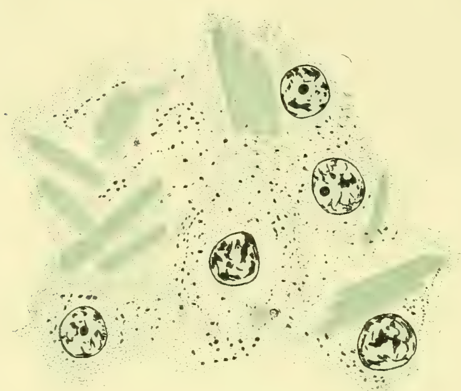


Fig. 519.— *Cellules interstitielles du testicule de l'Homme avec cristaux de Reinke.* × 300.

Parallèlement aux cellules interstitielles du testicule, plusieurs auteurs, entre autres Robin, Tourneux, Kölliker, ont décrit les *cellules interstitielles de l'ovaire* (fig. 520). Elles méritent, elles aussi, l'épithète d'interstitielles, parce qu'elles occupent les espaces ménagés entre les follicules ovariques,

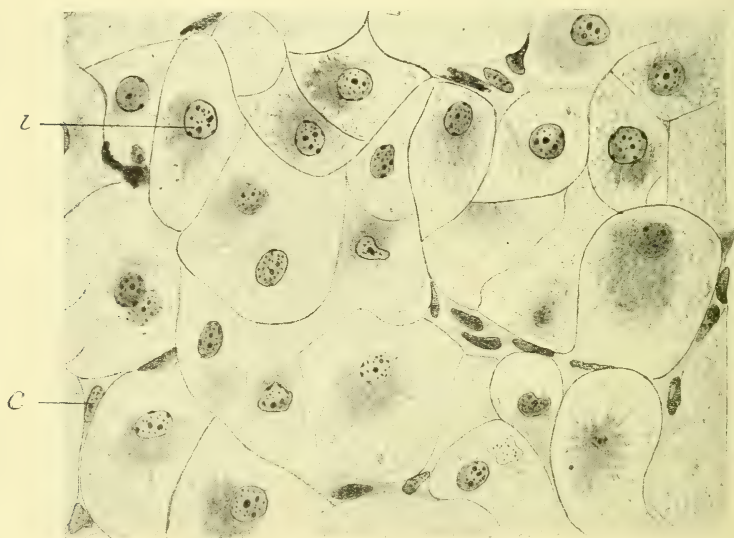


Fig. 520. — *Cellules interstitielles de l'ovaire d'une Lapine en état gravide.* *i*, cellules interstitielles. — *c*, cellules conjonctives ordinaires. × 500.

homologues des tubes séminifères. Comme leurs homonymes du testicule, ce sont des éléments généralement polyédriques, tantôt isolés, tantôt,

comme chez les Chauves-Souris, le Lapin, etc., formant des travées denses entre les follicules ovariques (fig. 520). Ce sont aussi des cellules glandulaires, mais leurs produits sont encore mal caractérisés ; le plus souvent ce sont des matières grasses, ou peut-être plutôt des lécithines. P. Bouin et Limon ont montré que chez les Rongeurs les travées de cellules interstitielles dérivent de la fusion de « faux corps jaunes », c'est-à-dire de masses arrondies qui ont pris la place des follicules ovariens non utilisés et dégénérés, dits follicules atrétiques.

Les cellules des *corps jaunes* de l'ovaire méritent aussi de prendre place dans cette série ; elles ont de grandes affinités avec les espèces cellulaires précédentes, notamment avec les cellules interstitielles de l'ovaire, auxquelles elles ne sont cependant pas exactement semblables. On sait que quand un follicule s'est rompu, donnant issue à l'ovule, sa cavité est bientôt remplie par des cellules spéciales que la majorité des auteurs (sauf Sobotta et d'autres) font provenir de l'enveloppe conjonctive ou thèque du follicule. Le bouchon cellulaire ainsi formé est le « corps jaune » (corps jaune vrai). Les cellules sont des éléments polyédriques, fréquemment colorés en jaune par la « lutéine » (cellules à lutéine), dont la sécrétion, encore mal connue, se déverse dans les nombreux vaisseaux sanguins qui parcourent le corps jaune, et par conséquent doit être ajoutée à la liste des sécrétions internes.

LIVRE VIII

CELLULES DE SOUTIEN

Les excitations périphériques, qui conduisent à la formation de cellules sensibles, musculaires et nutritives et assurent le fonctionnement de ces éléments, peuvent aussi avoir pour effet la différenciation de cellules dites de soutien, parce qu'elles forment une charpente protectrice pour les autres éléments de l'organisme. Ce n'est pas à dire cependant que ce soit là le seul rôle de ces prétendues cellules de soutien, mais c'est celui qui rend le mieux compte de certains caractères de ces cellules, entre autres de leur forme extérieure, et c'est celui qui a fixé tout d'abord l'attention. D'autres fonctions peuvent être encore remplies par ces éléments de soutien, et nous avons vu déjà qu'on pouvait attribuer à la plupart d'entre eux un rôle nutritif, et qu'il était bien difficile de faire une distinction tranchée entre cellules nutritives et cellules de soutien.

Deux grands groupes de cellules de soutien peuvent être distingués, selon l'origine de ces éléments : les cellules de soutien épithéliales et les cellules de soutien mésenchymateuses. Cette distinction est parallèle, on s'en souvient, à celle que nous avons établie pour les cellules nutritives.

CHAPITRE PREMIER

Cellules épithéliales de soutien. — Cellules gliales du système nerveux.

A. **Différenciation des cellules gliales primaires ou épendymaires.** — Ce groupe est formé par des éléments épithéliaux, d'origine variée, ectodermique, mésodermique ou entodermique, qui, déchus en quelque sorte du rôle de choix dévolu aux éléments voisins, leurs cellules-sœurs, se sont

différenciés dans un autre sens et leur servent de substratum et d'abri protecteur. Ces cellules gliales du système nerveux représentent très bien cette catégorie.

Quand nous avons étudié l'histogénèse de l'axe nerveux chez un embryon de Vertébré (p. 319), nous avons vu que les cellules de la paroi du tube nerveux se distinguaient de bonne heure en deux catégories, de forme et d'attributions bien distinctes : d'une part, les *neuroblastes* ou jeunes cellules nerveuses, sur lesquelles nous n'avons plus à revenir ; d'autre part, les *cellules gliales primitives* ou *épendymaires* (fig. 521). La différenciation de ces cellules épendymaires ou gliales primaires donne lieu à trois formes cellulaires principales, réunies, bien entendu, par des intermédiaires que l'on peut rassembler sous la dénomination commune de *cellules gliales*.

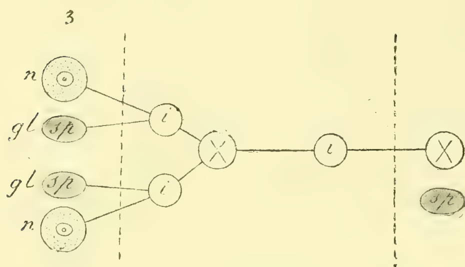


Fig. 521. — *Arbre généalogique des composants cellulaires de la paroi du névraxe chez les embryons des Vertébrés supérieurs.*

X, cellules germinatives en voie de multiplication. — *sp*, spongioblastes. — *i*, cellules indifférentes. — *gl*, cellules épendymaires ou gliales primitives. — *n*, neuroblastes. Le schéma est divisé en 3 périodes successives, 1, 2, 3, l'une primitive, la seconde indifférente, la troisième de différenciation définitive. Imité de Schaper.

B. Cellules des membranes épendymaires. — Dans un premier cas, la paroi nerveuse demeure unie, entièrement formée de cellules épendymaires qui sont cubiques ou cylindriques, conservent leur structure cytoplasmique première, mais acquièrent à leur base libre, tournée vers la cavité de l'organe nerveux, une bordure de cils vibratiles, libres ou agglutinés en

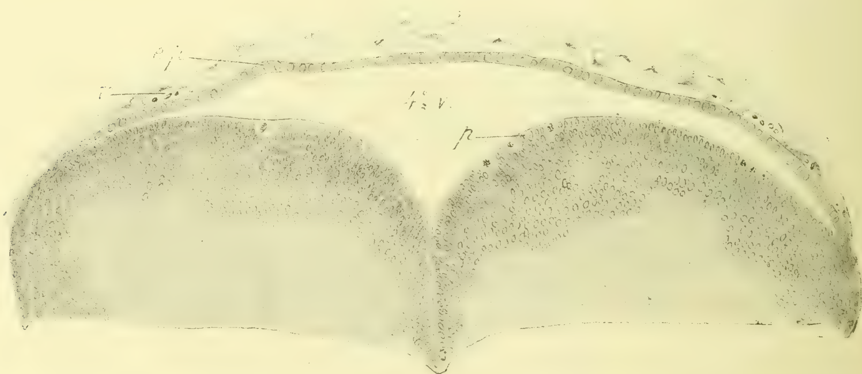


Fig. 522. — *Coupe du bulbe rachidien d'un alevin de Truite arc-en-ciel pour la membrane épendymaire.* Alevin de 12 centimètres de longueur. — 4[e] *v*, cavité du 4[e] ventricule. — *ep*, voûte épendymaire du 4[e] ventricule. — *v*, vaisseaux qui la doublent. — *p*, plancher du 4[e] ventricule. × 250.

un poil unique. Il en est ainsi pour les *membranes épendymaires* qui, en certains endroits, recouvrent d'un voile extrêmement mince les diverses cavités cérébrales (fig. 522).

C. Cellules épendymaires et cellules de Müller de la rétine. — D'ordinaire, la paroi nerveuse atteint une grande épaisseur, par la formation très abondante de cellules et de fibres nerveuses. Les *cellules épendymaires* forment alors la bordure des cavités centrales de l'axe nerveux et sur des préparations ordinaires se présentent sous la forme d'éléments cylindro-coniques, surmontés d'un poil raide formé de cils accolés. L'emploi de la méthode chromo-argentique a montré que les cellules épendymaires s'étendent bien au delà de la bordure immédiate de la cavité nerveuse. En effet, leur corps cellulaire, indépendamment d'expansions latérales par lesquelles elles s'anastomosent, se continue du côté extérieur jusqu'à la périphérie de l'organe, en un prolongement mince, simple ou divisé en branches, dont les extrémités s'attachent par des espèces de boutons sur une membrane limitante externe (v. Lenhossèk, Retzius, etc.). Cette disposition des cellules épendymaires traversant tout l'organe nerveux réalise un appareil de soutien très efficace qui maintient la forme générale des centres nerveux. Elle résulte de la persistance pure et simple des cellules primitives de soutien, des « spongioblastes », qui, nous l'avons vu, s'étendaient comme autant de tiges radiées parcourant toute l'épaisseur de l'organe nerveux (fig. 523) ; aussi ne l'observe-t-on que chez des embryons ou des animaux très jeunes, et à ce système de soutien primitif succède un autre, qui est le système névroglique.

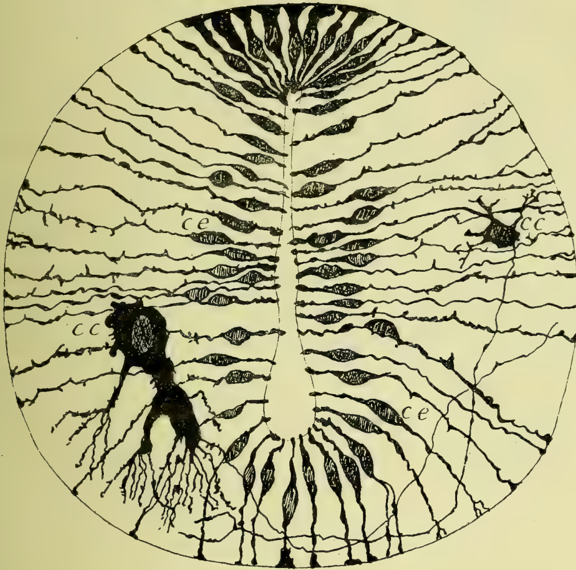


Fig. 523.— *Coupe de la moelle épinière d'un embryon de Sélacien* (Acanthias vulgaris Risso) *avec les cellules épendymaires* (méthode chromo-argentique).

ce, cellules épendymaires. — *cc*, cellules nerveuses de cordon. D'après Retzius.

Dans la rétine des Vertébrés, qui n'est, on le sait, qu'une portion du cerveau, on assiste de même à la différenciation de cellules, les *cellules de Müller*, qui représentent ici les cellules épendymaires du système nerveux central. Ce sont en effet (fig. 524) des éléments très allongés en forme de fibres (« fibres de Müller »), dont la longueur mesure toute l'épaisseur de la rétine. Par l'une de leurs extrémités, couverte d'une bordure de cils vibratiles, elles se confondent en une sorte de lame cuticulaire, dite « membrane limitante externe ». L'autre extrémité, sur les préparations ordinaires

semble élargie en une sorte de pied conique, tandis que, sur les préparations obtenues par la réaction chromo-argentique, elle se divise en plusieurs branches divergentes, qui, comme dans le cas des cellules épendymaires proprement dites, s'insèrent sur une « membrane limitante interne ». Sur leur trajet les cellules ou fibres de Müller offrent un corps cellulaire nucléé et des prolongements latéraux diversement agencés, qui forment des loges aux éléments nerveux de la rétine.



Fig. 524. — *Cellules ou fibres de Müller dans la rétine des Mammifères* (Cheval).

A. d'après une dissociation des éléments de la rétine par l'acide osmique. — *cm, fm,* cellule de Müller et son prolongement ou fibre, qui, du côté interne, s'élargit en un pied conique inséré sur la membrane limitante interne *li*, tandis que du côté externe il se divise en rameaux qui confluent dans la membrane limitante externe *le*. La dissociation a entraîné, de part et d'autre de la fibre de Müller, des cellules, cellules visuelles *cv* et cellules rétiniennes *cr*, logées dans des niches que limitent des expansions de la fibre de Müller; elle a entraîné aussi des lambeaux des couches réticulaires externe et interne *cre, cri*. × 250.

B. d'après la méthode chromo-argentique. — *cm*, corps cellulaire et noyau de la cellule de Müller. — Cils *c* surmontant l'extrémité externe de la fibre. Forme variable de la fibre selon les couches de la rétine qu'elle traverse. × 250.

On avait cru qu'en outre de ce système de soutien de la rétine, dont la direction est radiale ou verticale, et qui correspond au système épendymaire des centres nerveux, il existait un appareil de soutien horizontal ou tangentiel, formé de cellules étalées et anastomosées en un réseau parallèle aux faces de la rétine, qui représenterait ce que nous allons trouver dans les centres nerveux sous le nom d'appareil névroglique. W. Krause avait ainsi décrit des « membranes fenêtrées », « perforées », formées par des cellules de soutien horizontales. Mais les recherches de Dogiel, Tartuferi, Cajal ont prouvé que ces prétendus éléments de soutien étaient pour la plupart en réalité des cellules nerveuses ; il n'y a plus que quelques « cellules horizontales » auxquelles on reconnaisse la nature gliale (fig. 525).

D. **Cellules névrogliques.** — La dernière différenciation des cellules gliales primaires dont nous avons à présent à nous occuper est la plus importante, parce qu'elle est la plus complète et qu'il en résulte le système de soutien le plus puissant que renferme le système nerveux, c'est-à-dire la *névroglie*. On sait depuis longtemps que les centres nerveux, en fait d'éléments non nerveux, contiennent, outre les cellules épendymaires et en plus du tissu conjonctif qui pénètre secondairement et parcourt en tous sens l'organe nerveux, des éléments apparentés aux cellules épendymaires

et comme eux d'origine ectodermique, très distincts d'autre part des cellules conjonctives, bien qu'ils en reproduisent grossièrement les caractères ; ce sont les *cellules névrogliques* (fig. 526). La forme ramifiée de ces éléments leur avait valu les noms de « cellules en araignée » (de Deiters), « cellules en pinceau » (de Boll). La méthode de Golgi ou chromo-argentique a permis de préciser leur forme, leurs rapports et de vérifier leur origine ectodermique. Bien qu'elle soit variable, selon les régions nerveuses qu'on examine, la forme des cellules névrogliques se laisse ramener au type général d'un élément étoilé, à nombreux prolongements rayonnants, la « cellule de Golgi » ou *astrocyte*, dont le dernier nom traduit bien la forme caractéristique. La même méthode a montré que les astrocytes ou cellules névrogliques sont indépendants les uns des autres et libres de toute anastomose, et que certains d'entre eux s'attachent par de petits boutons, d'une part, à la limitante externe de l'organe, comme le font les cellules épendymaires, d'autre part sur la paroi des vaisseaux sanguins. Enfin on a pu voir, en étudiant la névroglie chez des embryons suffisamment jeunes, que les cellules névrogliques provenaient de cellules épendymaires déplacées, qui avaient perdu toute relation avec la cavité centrale de l'organe et qui étaient en voie de migration vers la périphérie (Lenhossèk) ; par conséquent ces cellules, bien que d'apparence conjonctive et mésenchymateuse, se révélaient comme de véritables cellules ectodermiques, sœurs des cellules nerveuses, offrant ainsi un exemple remarquable de transformation conjonctive chez des éléments épithéliaux.



Fig. 525. — *Cellule concentrique (horizontale) de soutien dans la rétine de la Poule.* × 250.



Fig. 526. — *Astrocytes de la moelle épinière d'un jeune Chat.*

Méthode chromo-argentique. L'un des astrocytes confinant à la périphérie de la moelle, l'autre plus profond. × 250.

D'après les images microscopiques fournies par la méthode chromo-argentique, la névroglie apparaît formée uniquement de cellules indépendantes les unes des autres, qui sont les astrocytes (fig. 527, A). Ranvier, et plus tard Weigert, par une méthode spéciale, puis bien d'autres auteurs à leur suite (Erik Muller, par ex.), furent conduits à une conception de la névroglie qui est toute différente (fig. 527,

B). Ce que la méthode chromo-argentique ne peut montrer en effet, parce qu'elle colore uniformément en noir toute la cellule névroglique, c'est que les prolongements de cette cellule sont formés d'une substance chimiquement différente de celle du corps cellulaire, et durcie en fibres, les fibres névrogliques (fig. 527, B, *fn*) (fig. 528).

Tandis que selon Erik Muller, les fibres névrogliques demeurent en relation avec leurs cellules formatrices et n'en sont que des expansions, pour Weigert elles s'en séparent, et en même temps que se fait leur différencia-



Fig. 527. — *Schémas de la constitution de la névroglie.*

A, Trois astrocytes indépendants (procédé chromo-argentique). — B, Trois cellules névrogliques, anastomosées en réseau, dans le protoplasma desquelles se sont différenciées les fibres névrogliques *fn* (procédés et théorie de Ranvier et de Weigert).

tion chimique s'accomplit aussi leur émancipation morphologique. Les fibres névrogliques donc, bien que nées dans les prolongements des cellules névrogliques, n'ont plus, à l'état définitif, aucune relation nécessaire avec ces cellules ; la névroglie adulte, pour Weigert, est formée de cellules d'une part, de fibres d'autre part ; l'astrocyte est un complexe formé par une cellule et par des fibres, et c'est une illusoire image due à la convergence d'un certain nombre de fibres vers un point nodal qui est la cellule.

Cette dernière constitution de la névroglie, généralement admise aujourd'hui pour les Vertébrés, a été retrouvée chez des Invertébrés, notamment par Joseph chez les Lombrics.

On est loin d'être fixé sur le rôle fonctionnel de la névroglie. On est convenu d'en faire le soutien des éléments nerveux. Mais quand il s'agit

de tissu nerveux, l'appareil de soutien doit être plus qu'un support banal, et avoir une fonction spéciale, telle que celle d'isolateur, analogue à celle des isolateurs dans les conducteurs électriques. Ramon y Cajal, sans changer absolument l'ordre d'idées, a fait jouer à la névroglie un rôle bien plus important, en rapport avec sa conception du mécanisme fonctionnel des éléments nerveux. Selon son hypothèse, que van Gehuchten rejette absolument, et qui ne paraît guère acceptable en effet, les neurones sont des

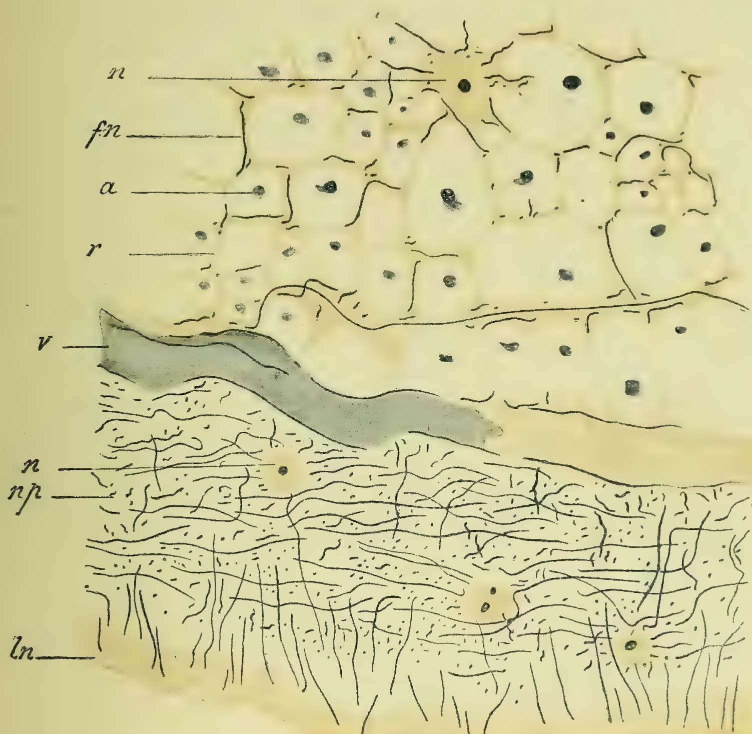


Fig. 528. — *Névroglie de la moelle épinière de l'Homme.*

Coupe prise à la périphérie de la moelle. Procédé Weigert. *n*, *n*, noyaux névrogliques. — *r*, réseau protoplasmique des cellules névrogliques. — *fn*, fibrilles névrogliques colorées électivement par le procédé courant dans les travées du réseau, irradiant autour des noyaux névrogliques et s'entre-croisant en tous sens, les unes coupées longitudinalement, les autres transversalement — *np*, névroglie périmédullaire, écorce exclusivement névroglique de la moelle épinière, renfermant des fibres de trois directions, verticale, tangentielle et radiée. — *ln*, limitante névroglique, membrane à laquelle aboutissent les fibres radiées de la névroglie périmédullaire. — *a*, cylindres d'axe des tubes nerveux de la substance blanche, coupés en travers; les autres parties des tubes nerveux ne sont pas visibles. — *v*, vaisseau sanguin bordé de fibres névrogliques. × 500.

éléments immobiles, incapables de s'éloigner et de se rapprocher les uns des autres. Ce seraient les cellules névrogliques qui, n'étant plus, dans cette opinion, de simples cellules de soutien de forme immuable et rigide, mais des éléments contractiles, capables de se rétracter et de s'étendre, éloigneraient et rapprocheraient les uns des autres les éléments nerveux, avec lesquels ils sont en intime connexion, et en supprimant et rétablissant les contacts entre neurones, réaliseraient le jeu mécanique qui est

l'essence même du fonctionnement du système nerveux. Dans ce fonctionnement, les cellules névrogliques joueraient un rôle plus important que les cellules nerveuses elles-mêmes ; ce qui est contraire à tout ce qu'on a admis jusqu'alors.

En regard des opinions qui accordent à la névroglie un rôle de soutien ou même nerveux, il faut placer celles qui lui reconnaissent une fonction nutritive. Golgi et ses élèves, par exemple, remarquant l'insertion des cellules névrogliques sur les vaisseaux sanguins, ont fait de la névroglie l'intermédiaire et le conducteur nutritif entre le sang et les éléments nerveux. On voit donc que la névroglie peut très bien cumuler les fonctions de tissu de soutien et de tissu nourricier des éléments nerveux, puisque toutes deux lui ont été attribuées.

Il faudrait, dans ce paragraphe consacré aux cellules de soutien épithéliales, décrire ou au moins citer, à côté des cellules annexées aux éléments nerveux proprement dits, celles qui, dans les épithéliums sensoriels, s'interposent entre les cellules sensibles. Rappelons les cellules de soutien des crêtes et taches acoustiques, les cellules de Deiters du limaçon, les cellules de soutien de la membrane olfactive, celles des bourgeons du goût, etc.

Chez les Invertébrés, les éléments névrogliques ont essentiellement les mêmes caractères que ceux des Vertébrés. Ce qui les caractérise, en effet, c'est aussi leur forme ramifiée et leurs longs prolongements formant autant de fibres gliales ; et surtout c'est la différenciation interne des filaments de leur cytoplasme en fibrilles de soutien dures et de nature chimiquement particulière. Ces cellules gliales se trouvent dans trois situations différentes. On les observe dans les épithéliums, mélangées aux autres éléments épithéliaux, sensoriels ou nutritifs, et envoyant dans la profondeur de longues fibres de soutien. Elles sont situées aussi à la périphérie des cordons nerveux conducteurs, qu'elles entourent de leurs prolongements entrelacés. Enfin, elles se rencontrent dans les centres nerveux, sous forme de cellules en araignée très analogues à celles des Vertébrés.

CHAPITRE II

Cellules mésenchymateuses de soutien. Caractères généraux et catégories principales des cellules de soutien.

Article premier. — CATÉGORIES PRINCIPALES DE CELLULES DE SOUTIEN

Dans le deuxième groupe de cellules de soutien que nous avons à examiner figurent des éléments conformés et disposés de façon variée en vue de fournir à l'organisme un squelette plus ou moins résistant. Comme dans le groupe précédent, ces éléments sont le plus souvent à la fois sustentateurs et nourriciers de l'économie ; mais la distinction des deux attributions physiologiques est peut-être plus accentuée ici que partout ailleurs.

Nous avons dessein de comprendre dans cette étude, et sous le titre de *cellules mésenchymateuses de soutien*, non seulement les cellules qui méritent par leur origine cette dénomination, mais encore des éléments de soutien d'une valeur embryologique différente. Les premières sont de beaucoup les plus nombreuses et prennent la plus grande part dans la constitution du squelette du corps animal. Les autres, dont la répartition est bien moins étendue, ont néanmoins une importance morphologique considérable, parce qu'elles sont en réalité le point de départ et le prototype des cellules de soutien véritablement mésenchymateuses.

Nous classerons en trois grands groupes les cellules squelettiques :

1° Les *cellules entodermiques de l'axe cellulaire des tentacules chez les Cœlentérés et de la corde dorsale chez les Vertébrés* ;

2° Le *mésoderme des Spongiaires et des Cœlentérés* ;

3° Le *mésenchyme.*

I. Cellules entodermiques des tentacules des Cœlentérés et de la corde dorsale des Vertébrés

A. **Cellules entodermiques tentaculaires.** — Les tentacules d'un Polype hydraire tel que *Tubularia indivisa* se montrent formés par une écorce ectodermique entourant un axe de cellules entodermiques (fig. 529). Le mésoderme étant chez ces animaux très peu développé, et en l'absence de toute

formation squelettique comparable à un mésenchyme, ce sont les cellules de l'axe entodermique qui chez tous les Hydroméduses, sauf chez les Hydres dont les tentacules sont creux, remplissent le rôle de soutien du tentacule (Hamann, Jickeli, C. Schneider, etc.). Ces éléments sont placés en une seule pile les uns au-dessus des autres, séparés par des cloisons poussées par la lamelle de soutien située entre l'ectoderme et l'entoderme. Ils sont formés d'un noyau entouré d'une masse cytoplasmique étoilée qui irradie en nombreux prolongements attachés à la membrane cellulaire, épaisse et résistante. Ces cellules, qu'on a longtemps comparées à des cellules cartilagineuses, acquièrent par la solidité de leurs parois et la disposition radiée de leur cytoplasme la résistance nécessaire pour jouer le rôle d'axe de soutien du tentacule.

B. **Cellules de la corde dorsale.** — *La corde dorsale des Vertébrés*, par son origine embryologique, par la disposition et le mode de différenciation de ses cellules, doit prendre dans le cadre histologique une place toute voisine de l'axe tentaculaire des Cœlentérés. On sait en effet que la corde dorsale, ou « notochorde », cette tige axiale de soutien qui court tout le long du tronc au-dessous du névraxe, est une formation entodermique, caractéristique de l'organisation des Chordés [les Protochordés (Balanoglosse, Tuniciers et Amphioxus) et les Vertébrés]. Comme l'axe tentaculaire des Cœlentérés, elle est constituée typiquement par une colonne de cellules en forme de cylindres peu élevés et rangées les unes derrière les autres. C'est ce qu'on voit par exemple dans la corde dorsale de l'Amphioxus, qui est formée de plaques cellulaires discoïdes, empilées (Quatrefages, Lwoff). Chez les Vertébrés Craniotes, la constitution de la corde dorsale est plus compliquée, et la corde se compose en général d'une couche cellulaire périphérique de cellules offrant une disposition épithéliale, l'*épithélium de la corde*, et d'une masse intérieure molle, beaucoup plus considérable, formée de cellules particulières, la *gelée de la corde* (fig. 530); quelquefois (Cyclostomes), on distingue encore dans la masse centrale de l'organe un cordon axial formé de cellules allongées. Une enveloppe épaisse entoure la corde ; elle est décomposée en deux gaines principales : la gaine interne ou *gaine fibreuse*, et la gaine externe ou *élastique*, dite aussi *cuticule de la corde* (fig. 530).

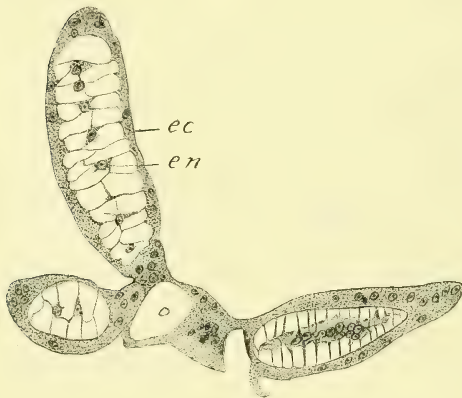


Fig. 529. — *Tentacules d'une larve* Actinula *de* Tubularia indivisa L., *pour le tissu de soutien entodermique.*
ec, ectoderme. — *en*, axe entodermique.

Les cellules de la corde dorsale (fig. 531, A) éprouvent, pendant le développement embryonnaire, une remarquable différenciation, qui rappelle celle des cellules de l'axe tentaculaire des Cœlentérés, mais qui est poussée

beaucoup plus loin et donne lieu à un tissu tellement spécial, qu'il ne res-

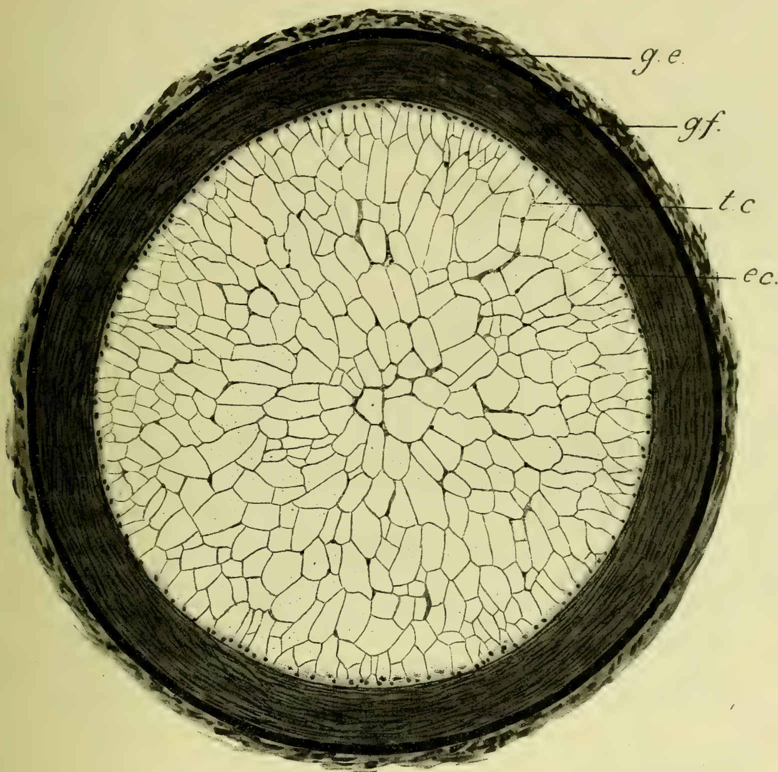


FIG. 530. — *Coupe transversale d'une larve de* Petromyzon Planeri BL. (Ammocète) *montrant la corde dorsale.*

tc, tissu propre (gelée) de la corde. — *ec*, épithélium cordal. — *gf*, gaine fibreuse. — *ge*, gaine élastique. × 370.

semble à aucun autre de l'organisme des Chordés et qu'il mérite le nom particulier de *tissu cordal*. Cette différenciation consiste dans la *vacuolisation* très abondante du cytoplasme des cellules de la corde dorsale embryonnaire (fig. 531, B) ; il en résulte que le cytoplasme repoussé par le dévelop-

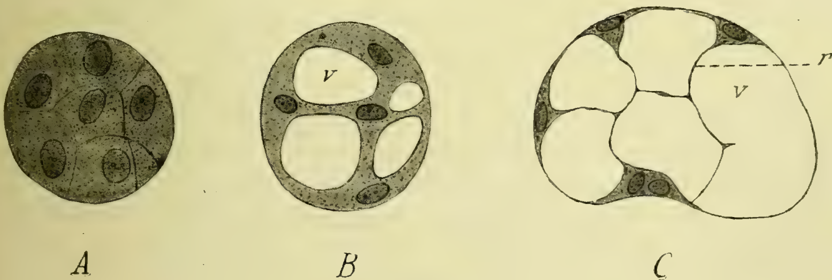


FIG. 531. — *Formation du tissu cordal.*

A, embryon de Poulet de 48 heures. Cellules de la corde encore compactes. — B et C, larves de *Petromyzon fluviatilis*, l'une de 3 millimètres, l'autre de 6 millimètres; B, cellules en voie de vacuolisation; *v*, vacuoles; C, cellules complètement vacuolisées ; *r*, réticulum cordal. B et C, d'après MAURER.

pement de ces vacuoles se dispose entre elles sous forme de travées qui finissent par devenir extrêmement minces. Finalement, les vacuoles d'une même cellule arrivent à confluer ensemble et à n'en plus former qu'une seule, qui est énorme et remplit toute la cavité cellulaire ; le protoplasma avec le noyau est refoulé contre la membrane d'enveloppe de la cellule et vient s'accoler au protoplasme et au noyau des cellules voisines, refoulés excentriquement de la même façon (fig. 531, C). Ainsi prend naissance un tissu vésiculeux gorgé de liquide (gelée de la corde) et cependant assez résistant, grâce aux travées qui le parcourent en tous sens. Il simule un tissu réticulé qu'auraient formé des cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements (fig. 530), et il pourrait être pris pour tel, si l'on n'avait assisté à la genèse de ce tissu de la corde et si l'on ne savait que tout autre a été son mode de production. Seules les cellules de l'épithélium de la corde, et aussi, le cas échéant, celles du cordon axial, échappent à cette transformation vésiculeuse.

Remarquons, pour terminer, que la corde dorsale provient directement de l'entoderme, c'est-à-dire d'un feuillet épithélial, et que ses cellules offrent d'ailleurs dans les premiers temps de son existence une disposition épithélioïde qui se conserve plus tard dans l'épithélium cordal; observons, d'autre part, que les gaines fibreuses conjonctives qui l'entourent sont dues à l'activité formatrice de ses cellules et considérons enfin que le tissu cordal, soit à l'extrémité postérieure, soit à l'extrémité antérieure, soit en divers points de la corde dorsale, est capable de se transformer en d'autres tissus véritablement mésenchymateux. Nous serons disposés alors à accorder, avec Ebner, au tissu cordal une place spéciale entre les épithéliums et les tissus mésenchymateux, et à dire avec cet auteur que c'est un tissu *sui generis*, « qui dans un certain sens unit les caractères de la substance conjonctive à ceux de l'épithélium, et qui par là rend visiblement vaine la tentative d'établir une opposition fondamentale entre le tissu épithélial et le tissu conjonctif ». Nous reviendrons d'ailleurs bientôt sur le rôle formateur de la corde dorsale et sur ses transformations mésenchymateuses.

On peut signaler comme très voisin du tissu de la corde dorsale celui qui forme le « lophophore », ou baguette de soutien de l'appareil tentaculaire de l'Amphioxus (Klaatsch).

II. Mésoderme des Spongiaires et des Cœlentérés

Chez les Spongiaires et les Cœlentérés le tissu de soutien porte la dénomination de « mésoderme », assez impropre au point de vue embryologique. Là où il est le plus pauvrement développé, comme chez l'Hydre d'eau douce par exemple et chez d'autres Hydrozoaires, il est représenté par une lame, dite « lame de soutien », intermédiaire à l'ectoderme et à l'entoderme (fig. 532). Chez les autres Cœlentérés, dans les espèces où le mésoderme acquiert un plus grand développement, la lame de soutien continue d'exister ; c'est donc, chez les Cœlentérés, une formation constante et caractéristique. En général très mince, la lame de soutien est quelquefois assez épaisse et composée de plusieurs strates, de constitution fibrillaire (*Tubularia*).

Fréquemment, le « mésoderme » se développe assez puissamment en un tissu de soutien constitué de façon variée : tels le tissu fondamental des Eponges, l'ombrelle des Méduses, la cloche natatoire des Siphonophores, la gelée des Cténophores, etc.

Le mésoderme des Eponges est une substance gélatineuse, traversée par un réseau formé de cellules étoilées et anastomosées, où circulent de nombreux amibocytes et où se trouvent les produits génitaux issus de ces derniers. Selon qu'il s'agit d'Eponges calcaires, siliceuses ou cornées, il s'y trouve en outre des spicules calcaires ou siliceux et leurs cellules formatrices, ou des fibres cornées. Nous retrouverons tout à l'heure les

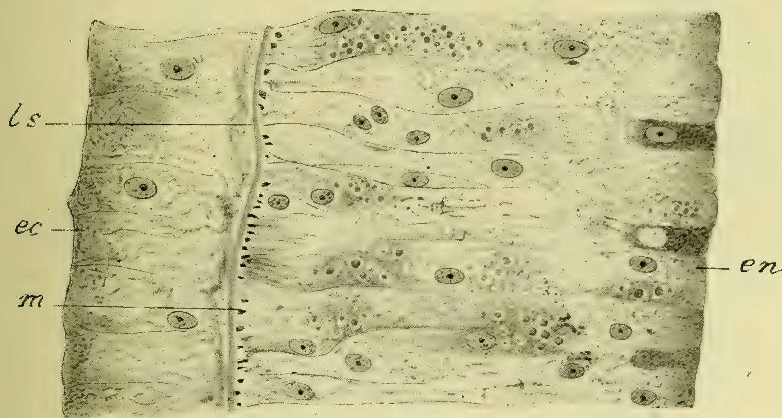


Fig. 532. — *Coupe de la paroi d'un polype de* Tubularia indivisa L. *avec la lamelle de soutien.* *ec*, ectoderme. — *en*, entoderme. — *ls*, lamelle de soutien. — *m*, fibrilles musculaires (en coupe transversale). × 500.

spicules et les fibres cornées et nous dirons quelques mots de leur mode de formation.

Il existe chez *Tubularia* un bourrelet cellulaire saillant dans la cavité gastrale, le « bourrelet gastral » de v. Koch, qu'on considère comme dérivé de l'entoderme, bien qu'il soit séparé de celui-ci par la lame de soutien. Il est formé de cellules prismatiques d'autant plus grandes et plus distendues par du liquide qu'elles sont plus âgées, à tel point qu'elles forment un véritable réticulum.

La gelée de l'ombrelle des Méduses, qui est comprise entre l'ectoderme et l'entoderme, paraît être un produit direct de ce dernier feuillet; car Maas, en étudiant la formation des bourgeons chez certaines Méduses, l'a vue accolée à l'entoderme, tandis qu'elle est séparée de l'ectoderme par la lame de soutien. Cette gelée n'a d'ailleurs d'abord aucune structure. Puis il s'y développe des fibres, soit isolées et simples, soit ramifiées en un réseau, surtout développées chez les Méduses craspédotes, où elles sont dirigées en général de la face supérieure à la face inférieure de la cloche. Chez les Méduses acraspèdes, la gelée renferme en outre des cellules, ce qui la fait ressembler au tissu conjonctif muqueux qu'on connaît chez les Vertébrés.

La gelée des Clénophores (fig. 533) est formée de cellules étoilées,

libres ou reliées en un réseau (EIMER, CHUN, R. HERTWIG); ces cellules sont unies de la façon la plus intime aux fibres musculaires. En outre, SAMASSA y a décrit des fibres de soutien moniliformes très spéciales.

Le « cœnenchyme » ou « mésoglée », qui unit entre eux les hydranthes d'un Polypier, et auquel on a reconnu une origine ectodermique, se compose de fibres et de cellules : les fibres étendues de l'ectoderme à l'entoderme ; les cellules semblables à des éléments migrateurs semés dans la substance fondamentale. Celle-ci subit, comme on le sait, soit une transformation

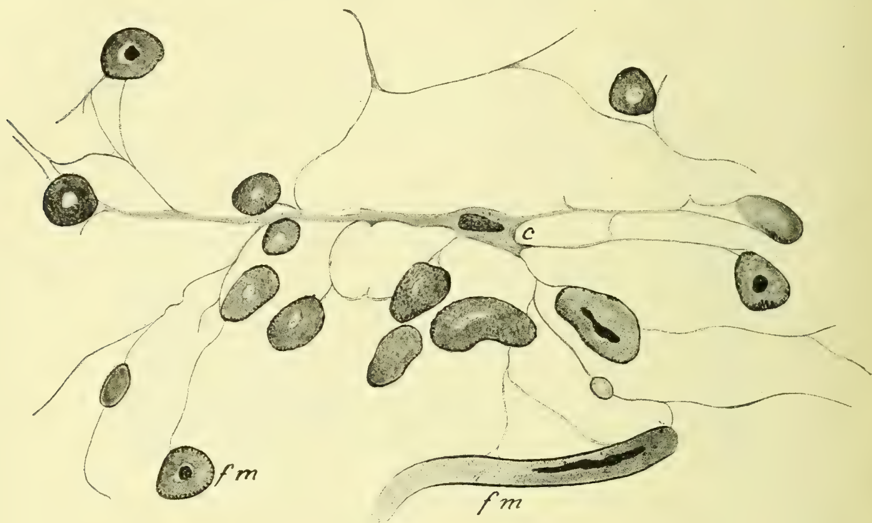


FIG. 533. — *Éléments de la gelée d'un Clénophore* (Beroe ovatus LAM.). *c*, cellule conjonctive. — *fm*, fibres musculaires. × 500.

cornée (Gorgones), soit une incrustation calcaire (Corail) à laquelle le Polypier doit sa grande solidité.

III. MÉSENCHYME

A. **Définition du mésenchyme.** — On comprend sous le nom de *mésenchyme*, ainsi qu'on l'a vu p. 304, une masse cellulaire interposée aux différents feuillets épithéliaux, ectodermique, entodermique, mésodermique, et remplissant tous les intervalles qui séparent les divers organes. Chez les animaux dépourvus de cœlome, tels qu'un grand nombre de Vers, ce mésenchyme tient la place de la cavité cœlomique absente, remplit tout l'espace compris entre la paroi du corps et les organes internes ; produisant les tissus conjonctifs, les cellules génitales, les cellules musculaires, il est regardé comme l'équivalent d'un mésoderme vrai. Nous savons que tous les feuillets épithéliaux peuvent donner naissance à du mésenchyme. Nous avons vu aussi que le mésenchyme et ses nombreux dérivés diffèrent des tissus épithéliaux par la disposition et la forme habituellement très irrégulières de leurs cellules constituantes, et surtout par la propriété qu'ont les

cellules mésenchymateuses de former une *substance intercellulaire* ou *fondamentale*, qui, par des différenciations multiples et variées, devient d'ordinaire le véritable squelette du corps.

Nous donnerons d'abord quelques indications sur les lieux de formation du mésenchyme, puis nous en examinerons l'histogenèse générale.

B. **Origine première et lieux de formation du mésenchyme.** — Le mésenchyme peut se produire de très bonne heure, dès que l'œuf a atteint la forme d'une blastosphère creuse. De la face interne de cette sphère épithéliale se détachent alors des cellules mobiles qui sont les premiers éléments mésenchymateux.

La formation de mésenchyme n'est pas limitée aux premiers temps du développement embryonnaire, mais elle se continue pendant assez longtemps, se localisant souvent à certains endroits. Ainsi, chez les Sélaciens, du mésoderme qui tapisse la cavité cœlomique naissent des bourgeons creux, nommés « sclérotomes », parce que ces bourgeons, qui donnent naissance aux tissus squelettiques ou scléreux de la colonne vertébrale, se reproduisent métamériquement par paires de chaque côté de l'axe du corps; les cellules issues de ce bourgeon sclérotomique se dissocieront plus tard en formant un abondant mésenchyme, qui fusera dans toutes les directions entre les organes déjà existants.

Certains organes entodermiques peuvent donner naissance à des tissus mésenchymateux; la corde dorsale en est un exemple. Ainsi que nous l'avons laissé entendre déjà, la corde dorsale, soit à ses extrémités craniale ou caudale, soit en certains points de son trajet, peut transformer son tissu, que nous savons être très spécial, en un tissu mésenchymateux, tel que le tissu conjonctif, le cartilage. Barfurth et von Schmidt ont montré que la « baguette terminale », qui forme l'extrémité caudale de la colonne vertébrale chez les Amphibiens Urodèles, et qui se compose de véritables cellules cartilagineuses, est produite par une transformation histologique de la corde dorsale à cet endroit et mérite par conséquent le nom de « baguette cordale ». D'autre part, Saint-Remy a vu que l'extrémité antérieure de la corde dorsale se dissocie en un tissu mésenchymateux conjonctif (voir fig. 260). Klaatsch a constaté que la corde dorsale chez les larves de Salamandre se transforme, dans certains points correspondant aux corps des vertèbres, en noyaux de tissu cartilagineux. Ces diverses transformations ne peuvent d'ailleurs se produire qu'aux dépens de cellules cordales non encore différenciées en éléments vésiculeux. Comme la corde dorsale, l'hypocorde, autre organe entodermique de l'embryon des Vertébrés, sous-jacent à la corde, subit en certains endroits une désagrégation et une transformation mésenchymateuse (voir fig. 260).

Enfin, Klaatsch a placé dans l'ectoderme la source des éléments mésenchymateux tels que ceux de la peau et de l'os. En étudiant le développement des écailles placoïdes des Sélaciens et des écailles des Téléostéens, il a vu que les éléments qui produisent les tissus mésenchymateux durs dont se composent essentiellement ces organes, les « scléroblastes », ainsi qu'il les nomme, proviennent de la division des cellules ectodermiques les plus profondes (fig. 534).

En somme, nous voyons qu'il y a, dans diverses régions, des foyers de

production mésenchymateuse, tantôt ectodermiques, tantôt entodermiques ou mésodermiques.

Le trait histogénique le plus caractéristique des ébauches mésenchymateuses est leur aptitude aux différenciations les plus variées, puisqu'au mésenchyme appartiennent par exemple les amibocytes, les cellules graisseuses, le tissu osseux. Dans une esquisse histogénique du développement du mésenchyme aussi rapide que celle que nous pouvons faire ici, il nous est impossible de chercher à suivre ces évolutions variées. Il fallait seulement rappeler que d'une ébauche mésenchymateuse peuvent naître non seulement les cellules de soutien que nous avons à présent à étudier, mais encore les ami-

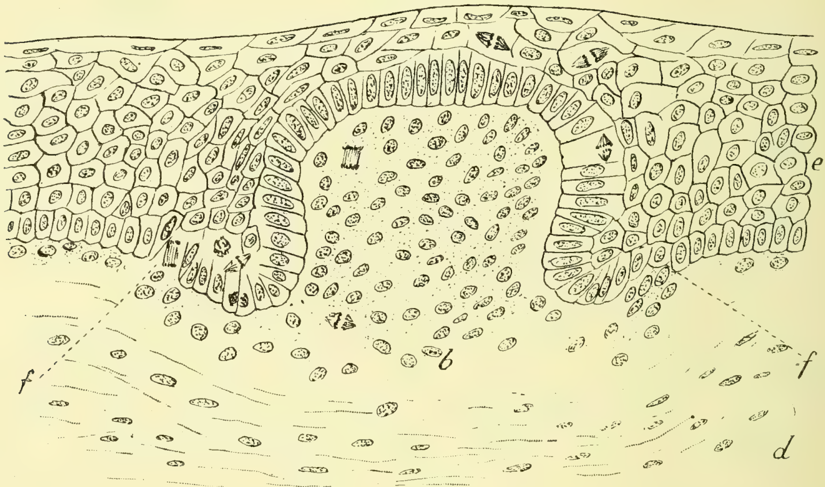


Fig. 534. — *Origine des scléroblastes dans l'ébauche de l'écaille chez un Sélacien* (Heptanchus). Individu de 10 centimètres de long. Coupe de la peau avec l'ébauche d'une écaille. *e*, épiderme. — *d*, derme. — *b*, plaque basale de l'écaille. — *f*, *f*, bords des replis de l'écaille ; à ces endroits la limite de l'épiderme et du derme est interrompue ; il existe des mitoses dont l'axe est orienté dans le sens vertical, et il en résulte que des cellules épidermiques quittent l'épiderme pour s'enfoncer dans le derme et y devenir des scléroblastes. × 400. D'après Klaatsch.

bocytes qui nous ont occupés déjà, ainsi que toutes ces espèces de cellules nutritives (cellules graisseuses, pigmentaires, cellules de Leydig, etc.) que nous avons précédemment passées en revue. Aussi il est peu de tissus de soutien mésenchymateux où l'on ne rencontre, en même temps que les éléments de soutien, quelques cellules de ces diverses catégories nourricières ; du reste, nous nous sommes bien promis de ne jamais tracer une ligne de démarcation trop absolue entre les cellules de soutien et les cellules nutritives.

C. **Classification générale des tissus mésenchymateux de soutien.** — Si l'on voulait, dans cette grande classe des tissus de soutien mésenchymateux, distinguer deux groupes principaux, en se plaçant au point de vue de leur constitution la plus essentielle, on pourrait opposer l'un à l'autre le *mésenchyme cellulaire* et le *mésenchyme dérivé*. Le premier est composé uniquement de cellules sans substance fondamentale, intercellulaire, au moins sous la forme figurée. Dans le second, au contraire, qui est le plus commun, les

cellules sécrètent une substance fondamentale intercellulaire plus ou moins abondante, susceptible elle-même de mille différenciations variées. Le mésenchyme cellulaire lui-même offre deux modalités principales que Montgomery a distinguées. L'une, avec ses cellules de conformation régulière, entourées par des membranes nettes, offre une certaine ressemblance avec le parenchyme des plantes et a été en effet depuis longtemps nommée *parenchyme* (parenchyme des Vers). On peut au contraire désigner comme *mésenchyme proprement dit* toute une catégorie de tissus où les cellules, dépourvues de membranes, émettent des prolongements branchus, par lesquels elles s'anastomosent ou non les unes avec les autres (mésenchyme embryonnaire, mésenchyme des Vers et d'autres animaux, tissus réticulés vrais).

Les nombreuses variétés qu'on peut distinguer dans le mésenchyme dérivé sont fondées surtout sur les caractères morphologiques et chimiques de la substance intercellulaire ou fondamentale. Tantôt en effet cette substance est amorphe, tantôt elle est organisée en fibres. Elle est calcifiée ou ne l'est pas, collagène ou non, élastique ou non, etc. Chaque particularité de la substance fondamentale peut donner lieu à une variété de mésenchyme. Il arrive fréquemment cependant que ces variétés ne sont pas pures et que deux ou plusieurs substances, élastique, collagène et calcifiée par exemple, se pénètrent intimement pour donner naissance à un tissu mixte.

Il faut remarquer qu'il n'y a pas de brusque séparation entre le mésenchyme cellulaire et les mésenchymes dérivés, à substance intercellulaire. Dans beaucoup de cas, en effet, on voit du mésenchyme cellulaire compact, tel que le parenchyme des Vers, se transformer en mésenchyme dérivé, par écartement des cellules séparées par une substance fondamentale de plus en plus abondante. C'est aux dépens de mésenchymes d'abord simplement cellulaires, qui progressivement acquièrent une substance intercellulaire d'abord amorphe, puis de plus en plus parfaitement organisée, que s'édifient les tissus mésenchymateux les plus compliqués. Le mésenchyme cellulaire est donc primitif, et se trouve à la base de toutes les formations mésenchymateuses de l'animal adulte.

D. Histogenèse du mésenchyme. Formation de la substance dure de soutien. — Une dernière question d'histogenèse générale, aussi controversée qu'elle est importante, reste à discuter : celle de *la formation de la substance dure*, lorsque notamment cette substance affecte une forme figurée, telle que celle de fibres ou de corps minéraux. Un fait est incontesté : c'est que toute substance dure provient en dernière analyse des cellules du tissu, soit que ces cellules l'aient produite directement par transformation de leur propre substance, soit qu'elle résulte de leur élaboration et qu'elle représente une sorte de sécrétion cellulaire. Mais c'est précisément cette question de procédé qui a été tant discutée. De plus, on s'est demandé sous quelles influences se produisait telle variété de substance fondamentale plutôt que telle autre, autrement dit quel était le déterminisme des variétés de tissus mésenchymateux, caractérisées par leur substance fondamentale.

La question histogénique des substances dures se divise ainsi en trois problèmes secondaires : celui de *l'origine*, dont la solution est que ces substances reconnaissent en dernière analyse une origine cellulaire ; celui du

mode de formation ou *histogenèse proprement dite*, répondant à la question de quelle façon se sont produites ces substances ; celui enfin des *causes de la formation* ou de la *mécanogenèse*, qui est un problème causal.

De quelle façon se produisent les substances dures aux dépens des cellules mésenchymateuses ? Nous savons que ces substances se présentent sous *deux états*, *amorphe* et *figuré*. Dans le second cas, leur forme ordinaire est celle de *fibres* (telles les fibres conjonctives ou collagènes, les fibres élastiques, les fibres cornées, etc.) ou de *concrétions minérales* de toutes formes (Spongiaires, Echinodermes, etc.).

Une *formation figurée* (fibre, spicule ou toute autre) *peut prendre naissance aux dépens des cellules mésenchymateuses de différentes façons*. Ou bien la cellule se transforme pour devenir tout entière la formation dont il s'agit. Ou bien celle-ci est une sorte de dépôt que la cellule sécrète à sa surface. Ou enfin, la cellule produit d'abord une substance intercellulaire

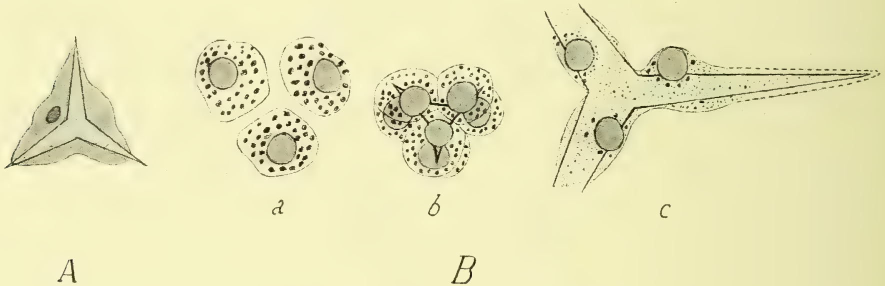


Fig. 535. — *Formation des spicules chez les Éponges calcaires.*

A, scléroblaste contenant le spicule qu'il a formé (*Sycon setosus*) (d'après Maas). — B, formation des spicules chez *Clathrina coriacea* Montagu (d'après Minchin). — *a*, stade des trois actinoblastes ou trio. — *b*, stade de sextette (six cellules), avec un petit spicule dont chaque branche est formée par l'axe des parois de cellules. — *c*, stade où trois des cellules-sœurs ont seules persisté et complètent le spicule. × 1.000.

amorphe, et c'est seulement secondairement que se dessine dans celle-ci la forme du corps figuré.

a) Formation intracellulaire par transformation de la cellule. — La formation du squelette des Eponges nous donne un exemple du premier mode de production. Ce squelette est formé de petites pièces solides, situées dans le mésoderme, dans les intervalles des vaisseaux aquifères et des corbeilles vibratiles. Ces pièces, qu'on nomme *spicules*, sont de nature calcaire ou siliceuse, selon qu'il s'agit d'Eponges calcaires ou d'Eponges siliceuses. Sous leur forme la plus simple, les spicules sont de petites aiguilles enchevêtrées de façon à former un véritable squelette et à donner aux tissus mous de l'animal un soutien solide. Mais leur forme peut être plus ou moins compliquée, et l'on distingue des spicules monaxones (à un seul axe), triaxones, tétraxones, en forme d'asters, etc. ; toutes ces formes spiculaires caractérisent les diverses espèces d'Eponges. Les spicules calcaires et siliceux, bien que de forme régulièrement géométrique, ne sont cependant pas pour cela nécessairement cristallins ; les spicules calcaires n'acquièrent que secondairement une structure cristalline, et les spicules siliceux demeurent toujours amorphes. Les spicules se développent comme des enclaves à l'inté-

rieur d'éléments spéciaux dits scléroblastes, qui sont en réalité des cellules ectodermiques immigrées. D'abord petites, ces enclaves calcaires ou siliceuses grossissent ensuite de plus en plus, refoulent excentriquement le corps cellulaire et le noyau du scléroblaste, si bien que le noyau est rejeté sur le côté du spicule autour duquel le cytoplasme finit par ne plus former qu'une mince enveloppe. La formation des spicules des Eponges est donc intracellulaire ; la cellule produit dans son intérieur la substance dure, le spicule ; elle s'absorbe presque entière dans cette formation et s'identifie avec elle. Dans le cas de la formation d'un spicule à plusieurs branches, les uns, comme Maas, admettent que le spicule se développe tout entier à l'intérieur d'un seul scléroblaste (fig. 535, A) ; les autres (Minchin, par exemple) ont vu que chacun des rayons du spicule est le produit d'une cellule spéciale ou « actinoblaste », et que les rayons formés séparément dans les cellules accolées mais distinctes se raccordent ensuite en un corps unique (fig. 535, B). Tandis que la plupart des formations calcaires des Echinodermes sont extracellulaires, les corpuscules calcaires ou en biscuit des Synaptides sont, comme les spicules des Eponges, d'origine intracellulaire. Il en est de même des spicules des Mollusques Nudibranches. C'est aussi de la transformation partielle de cellules spéciales que dériveraient les rayons de nageoire des Poissons osseux ; ces cellules produisent dans leur intérieur des granules qui se fusionnent, la partie de la cellule qui les contenait devenant alors homogène sera l'ébauche du rayon (Harrison).

Nous verrons dans un instant que divers auteurs ont voulu aussi attribuer une origine cellulaire aux fibres cornées des Eponges, aux rayons cornés des nageoires des Sélaciens et des embryons de Téléostéens, et aux fibres conjonctives et élastiques des Vertébrés.

b) *Formation juxtacellulaire* (*par dépôt ou sécrétion*). — Dans un second mode de formation, la substance de soutien dure et figurée est déposée, sécrétée, à la surface de la cellule formatrice.

C'est encore dans les tissus calcaires des Invertébrés que nous trouvons les exemples les plus authentiques de cette seconde modalité. Les formations calcaires si variées des Echinodermes se laissent ramener à deux formes fondamentales : le réseau calcaire et les spicules ; elles sont d'aspect très différent et donnent lieu aux plaques, radioles, crochets, ancres, dents et pédicellaires caractéristiques des différents groupes. On sait depuis longtemps que tout tissu calcaire d'Echinoderme est formé de deux réseaux enchevêtrés : l'un est minéral, calcaire ; l'autre, de nature organique, qui, après décalcification, demeure seul percé de trous correspondant au calcaire détruit, est constitué par des cellules fixes et des cellules migratrices et par des fibres Le développement d'une formation calcaire, telle qu'une plaque de *Cidaris* ou une ancre de Synapte, s'opère d'après les recherches de Ludwig, Semon, Prouho, de la façon suivante. Il se forme un amas de cellules qui contiennent chacune un cristal tétraédrique de carbonate de chaux prêt à être utilisé. Mais la première apparition du corps calcaire a lieu nettement en dehors des cellules, sous la forme par exemple d'un spicule trifide primordial, qui s'accentue ensuite par apposition de nouvelles couches calcaires déposées par les cellules formatrices, et dont la forme se compliquera ultérieurement de différentes façons et donnera lieu aux corps calcaires

définitifs. La formation calcaire est ici extracellulaire, et elle est due à une sorte de sécrétion calcaire déposée par les cellules formatrices qui demeurent à côté du dépôt calcaire formé par elles (fig. 536). Celles-ci restent à la surface du corps calcaire qu'elles ont formé, rangées en une sorte d'épithélium, ainsi qu'on peut le voir par exemple sur les ancres des Synaptes.

Nous dirons tout à l'heure comment ce second mode de formation, par une sorte de sécrétion déposée à la surface des cellules formatrices, a été invoqué aussi pour expliquer la genèse des fibres conjonctives et élastiques des Vertébrés.

c) *Formation extracellulaire (par différenciation secondaire)*. — Enfin,

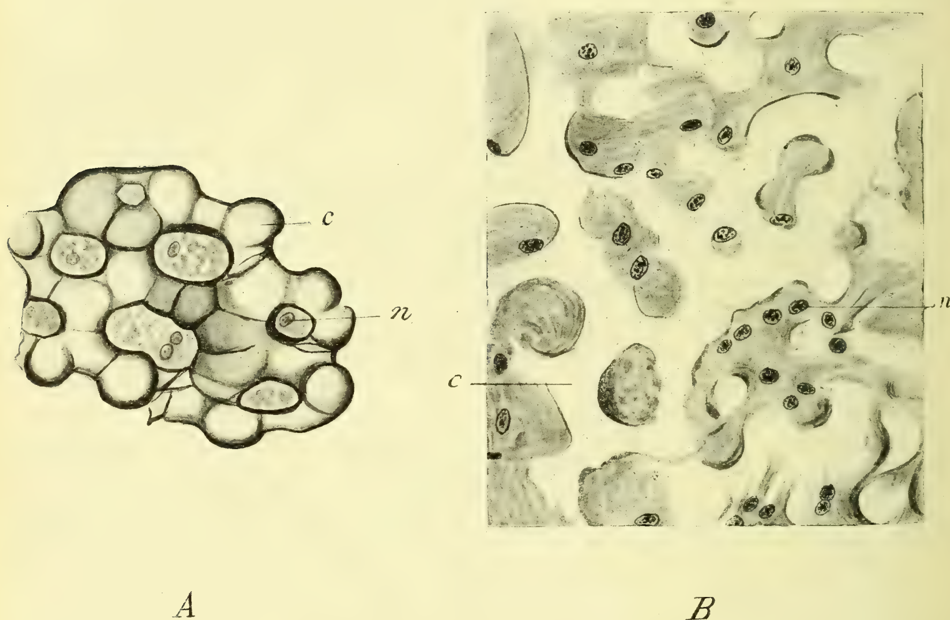


Fig. 536. — *Réseau calcaire des Echinodermes.*

A, *Cucumaria frondosa* Gunner. Sans décalcification. Dans les mailles du réseau calcaire se voient les noyaux des cellules formatives. — B, *Asterina gibbosa* Forb. Après décalcification et dans une coupe. Les parties calcaires dissoutes ont laissé des trous et on ne voit plus que les cellules formatives unies en un réseau. — *c*, calcaire. — *n*, noyaux des cellules formatrices. × 370.

en troisième lieu, la cellule produit d'abord une substance intercellulaire amorphe, et c'est seulement ensuite et secondairement que cette substance prend une forme figurée. Tel est le mode de formation qu'on a le plus souvent admis pour les fibres conjonctives et élastiques, particulièrement chez les Vertébrés.

La formation de ces fibres est une des questions les plus controversées de l'histologie, et d'ailleurs des plus difficiles à résoudre. Les trois manières de voir qui viennent d'être indiquées ont été soutenues à ce sujet. Ces diverses opinions représentent toutes les idées possibles qu'on puisse se faire sur le rôle de l'activité cellulaire dans l'édification des tissus de l'organisme.

Schwann et Robin pensaient que les fibres élastiques et les fibres conjonctives dérivaient de la transformation intégrale de cellules formatrices

spéciales, « cellules fibro-plastiques », « fibroblastes », ou même de leurs noyaux, qui en se mettant bout à bout, puis se métamorphosant profondément, donneraient lieu à une fibre continue; aussi les fibres élastiques par exemple avaient-elles reçu le nom de « fibres de noyaux ». D'après Loisel, les fibres cornées des Eponges, telles que les *Reniera*, doivent leur origine au même processus, et voici ce qui se passerait (fig. 537).

La substance de ces fibres apparaît à l'intérieur de cellules spéciales, les « spongoblastes » de Schulze, sous la forme d'une sphérule brillante, formée de spongine (« cellules sphéruleuses » de Topsent). Les spongoblastes, d'abord isolés parmi les autres éléments mésodermiques, se groupent ensuite en files ou chapelets de cellules. Dans chaque élément cellulaire, la petite masse de spongine s'allonge en bâtonnet et va rejoindre les deux bâtonnets voisins pour se souder avec eux ; l'ensemble de ces corps forme ainsi dans l'axe de chaque chapelet cellulaire une chaînette continue qui deviendra la *fibre cornée*. Finalement, la cellule formatrice s'effile, se réduit à un mince manchon entourant la fibre, et disparaît, laissant la fibre cornée complètement nue.

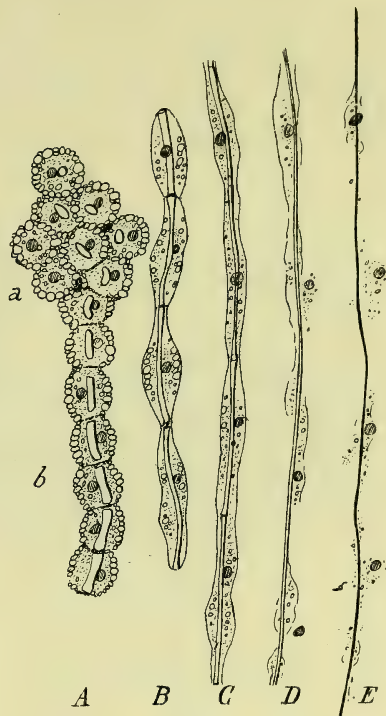


Fig. 537. — *Formation d'une fibre cornée chez* Reniera ingalli.

A-E, cinq stades successifs. — A, cellules sphéruleuses ou spongoblastes disposés en chaînes, renfermant chacun en *a* une sphérule de spongine, qui devient en *b* un bâtonnet. — B, allongement des bâtonnets. — C, allongement des bâtonnets de spongine et des cellules qui les contiennent. — D, soudure des bâtonnets en une fibre cornée continue et régression des spongoblastes.— E, Etat définitif. D'après Loisel.

Les *rayons cornés des nageoires* de Sélaciens, et ceux des nageoires des embryons de Téléostéens, étudiés surtout par Ryder, ont, d'après Harrison et Klaatsch, une origine analogue ; ils résultent de la transformation directe de certaines parties de cellules mésenchymateuses (« ptérygoblastes » de Ryder), qui deviennent granuleuses, puis homogènes, et se transforment chimiquement pour donner le rayon corné (fig. 538).

Ainsi, d'après cette manière de voir, la fibre cornée, collagène, ou élastique provient de la transformation totale d'un élément cellulaire formateur. Dans une simple variante de cette opinion, la fibre résulte bien de la transformation de la substance cellulaire, non plus cependant de la totalité, mais seulement de la portion périphérique du corps cellulaire. Ainsi, Max Schultze et Boll admettaient que l'extrémité des cellules formatrices se pénicille et que les filaments découpés dans l'extrémité cellulaire deviennent les fibres définitives. Retterer, dans ses nombreuses études histogéniques sur les

tissus conjonctif, cartilagineux et osseux, a défendu constamment cette idée que la portion périphérique de chaque cellule formatrice produit la substance fondamentale, figurée ou non, et qu'à mesure de la production de cette substance, elle se régénère aux dépens de la portion périnucléaire chromatophile de la cellule, qui demeure une réserve formatrice inépuisable. HANSEN, d'une façon analogue, a admis que les cellules mésenchymateuses offrent deux portions, l'une centrale ou « endoplasma », l'autre corticale ou « ectoplasma » ; c'est aux dépens de cette dernière que se différencient les fibres conjonctives et élastiques. ZACHARIADÈS soutient une opinion semblable ; les fibres conjonctives sont, selon lui, des prolongements cellulaires, dont la partie centrale persiste à l'état de fibrile axile de la fibre, tandis que la partie corticale du prolongement s'est transformée en substance collagène.

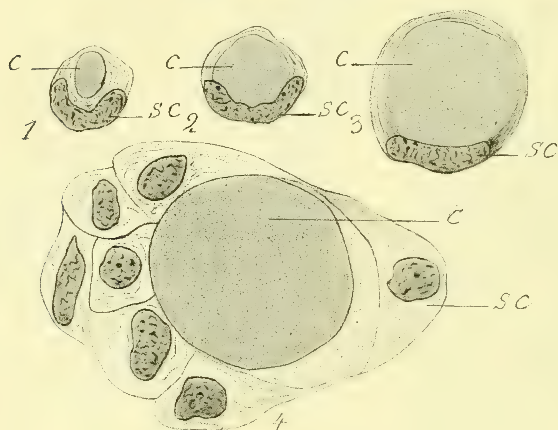


FIG. 538. — *Stades successifs du développement des rayons cornés des nageoires chez un* Heptanchus *de 10 centimètres de long.*

On voit le rayon corné *c* en coupe transversale situé à l'intérieur d'un scléroblaste *sc* qui l'a formé et dont il refoule, en se développant de plus en plus aux stades 1, 2, 3, le protoplasme et le noyau. Plus tard (en 4), de nouveaux scléroblastes s'accolent au rayon corné déjà formé et concourent à son accroissement. × 1 000. D'après KLAATSCH.

Pour une autre catégorie d'auteurs, ROLLET, LWOFF, les cellules formatrices ne se transforment en fibres ni totalement, ni par une partie de leur corps cellulaire ; mais elles déposent ces fibres à leur surface comme une espèce de sécrétion.

Cette opinion nous mène directement à la suivante, selon laquelle les fibres ne sont plus produites par les cellules d'emblée sous la forme figurée qu'elles auront plus tard, mais se différencient secondairement dans une substance fondamentale d'abord amorphe. HENLE, RANVIER, KÖLLIKER, EBNER, qui ont soutenu cette opinion, ont fait valoir en sa faveur un grand nombre d'arguments, dont le suivant est assez convaincant. Dans le développement de la gaine cordale de l'Ammocète, les trois couches dont cette gaine se compose sont successivement déposées par l'épithélium cordal ; et, de plus, comme EBNER l'a observé, elles continuent à s'accroître et il s'en forme de nouvelles après qu'elles sont séparées de cet épithélium : preuve évidente qu'elles se différencient secondairement dans une substance amorphe sécrétée par les cellules.

Il nous reste à indiquer les causes générales de la formation des substances dures de soutien, à donner le principe de leur mécanogénèse. Cette question se retrouvera dans le chapitre suivant.

CHAPITRE III

La substance de soutien.

ARTICLE PREMIER. — STRUCTURE DE LA SUBSTANCE DE SOUTIEN

Les véritables tissus de soutien, squelettes intérieurs plus ou moins durs de l'organisme animal, formés par le mésenchyme primitif de l'embryon plus ou moins modifié, se composent, dans leur état de parfait développement et d'achèvement définitif, de *cellules* et d'une *substance fondamentale* ou *intercellulaire*, amorphe ou figurée. Quelle que soit l'idée exacte qu'on s'en fasse, il y a entre les cellules et la substance fondamentale une relation génétique : celles-là formatrices, celle-ci produite.

Sans entrer pour le moment dans les détails histologiques des tissus de soutien, qui nous occuperont dans le chapitre suivant, nous devons dégager dès à présent leur caractère général et déterminer ce qu'est et ce que doit être la substance de soutien.

Les tissus de soutien sont très variables ; mais leurs différences tiennent bien moins aux formes cellulaires qu'aux propriétés de la substance fondamentale. Si l'on ne disposait que des cellules pour caractériser une espèce de tissu de soutien, un tissu osseux et un tissu conjonctif par exemple, on risquerait de ne pouvoir les distinguer. La substance fondamentale au contraire permet de nommer chaque espèce : tissu cartilagineux, osseux, ivoire ; ces dénominations évoquent avant tout l'idée de substances fondamentales bien distinctes. Les espèces diverses de tissus de soutien se reconnaissent à la substance fondamentale, qui est pour ainsi dire la marque spéciale de fabrique propre à chacune des espèces cellulaires qui les constituent.

La diversité des substances fondamentales est avant tout d'ordre physico-chimique ; on peut ainsi distinguer des substances collagène, élastique, osseuse, etc., des substances de consistance fibreuse, cartilagineuse, transparentes, porcelainées, etc. Elle est aussi morphologique, mais la distinction porte non pas sur la structure, qui est partout essentiellement la même, mais bien plutôt sur la texture ou arrangement des parties, qui, au contraire, varie énormément. La substance fondamentale des tissus de soutien est, au point de vue de la structure, amorphe ou fibrillaire : amorphe, peut-on dire, à l'état imparfait ; fibrillaire au contraire sous sa forme parfaite. L'uniformité de structure, que présente la substance fondamentale du tissu de soutien à son

état de complet développement, entraîne logiquement l'idée d'une cause semblable ayant produit partout le même effet. La texture des tissus de soutien, sujette, à l'inverse de la structure, à varier beaucoup, doit être due au contraire soit à des causes diverses pour les différents tissus, soit à une même action causale s'exerçant dans des circonstances et sous des formes différentes.

L'étude des tissus et des organes de soutien est le triomphe de la « mécanique du développement », de la « mécanogénèse », comme on a appelé cette science qui recherche les mécanismes à l'aide desquels se produisent les diverses formes vivantes ; aussi a-t-elle été le terrain de prédilection qu'a choisi pour ses études W. Roux, le fondateur de cette science nouvelle. Qu'on me donne, pourrait dire Roux, une substance conjonctive amorphe, molle, une gelée, j'en ferai une substance structurée et dure, telle qu'un tendon. Et passant de l'histomécanique à l'organomécanique du développement, avec une masse informe de cette substance molle et amorphe, il pétrira un organe solide et structuré, de forme définie.

Tous les tissus de soutien, quelles que soient les différences qui les séparent, qu'ils soient cartilagineux, osseux ou proprement conjonctifs, ont plusieurs attributs communs. C'est d'abord leur origine semblable dans le mésenchyme embryonnaire ; c'est aussi leur fonction pareille de tissus unissants, conjonctifs, destinés à unir et à soutenir les organes ; c'est enfin, chez tous, la structure fibreuse ou fibrillaire de la substance fondamentale. Ce triple caractère commun justifie complètement leur réunion dans un même groupe, le groupe des « tissus de substance conjonctive » de Reichert, et celle aussi des organes qui en sont formés. Le passage facile de ces tissus et de ces organes les uns aux autres, le remplacement de l'un par l'autre autorisent à leur tour ce groupement, en montrant la proche parenté de ces tissus et de ces organes. Ainsi, dans le développement normal d'un os tel que le tibia, on voit se succéder dans le temps : le tissu conjonctif embryonnaire, le cartilage, puis l'os, si bien que le tibia est successivement conjonctif, cartilagineux, osseux. Suivant l'espace, on voit aussi les divers tissus se succéder en se confondant les uns avec les autres ; le tendon d'Achille du muscle gastrocnémien de la Grenouille ou d'un Oiseau, qui est conjonctif, se continue avec un nodule cartilagineux où il s'insère, lequel à son tour se relie aux os du pied (fig. 539). Un même organe conjonctif peut être de nature différente, conjonctif, cartilagineux, osseux, selon les espèces animales et, par conséquent, suivant les conditions diverses qui ont présidé à ces différenciations : telle la sclérotique de l'œil, qui est conjonctive chez les Mammifères, cartilagineuse chez les Amphibiens, osseuse chez les Oiseaux. Le cal à l'aide duquel se répare la fracture d'un os est d'habitude osseux ; mais, selon les conditions, il peut être aussi fibreux, c'est-à-dire conjonctif, ou cartilagineux.

La position et la fonction des tissus et organes de substance conjonctive ont produit chez tous la structure commune, fibreuse ou fibrillaire. En qualité de tissus conjonctifs, c'est-à-dire unissants, ils relient entre eux les divers autres organes du corps, les supportent et leur servent de soutien. Ils doivent donc éprouver des tractions et des pressions. C'est sous l'influence de ces actions mécaniques que, dans une substance fondamentale d'abord amorphe, se différencient des fibres ; c'est par ces actions que tous ces tissus

conjonctifs sont fibreux ou fibrillaires dans leur structure intime. Il y a donc *une substance de soutien* caractéristique, dont le propre est d'être *de structure fibrillaire*.

Article 2. — TEXTURE VARIABLE DES SUBSTANCES DE SOUTIEN

S'il existe dans tous les tissus de soutien une substance de soutien, de structure partout la même, nous avons dit que les *divers tissus* se distinguaient par une *texture différente*. Nous avons à examiner à présent les conditions de production d'une texture différente, c'est-à-dire d'un agencement différent des éléments histologiques en tissus, et, comme conséquence, nous aurions à rechercher aussi comment est déterminée l'architecture générale et la forme extérieure des organes, si cette recherche ne sortait pas de notre domaine strictement histologique.



Fig. 539. — *Coupe sagittale du calcanéum et du tendon d'Achille d'un jeune Pigeon.* *ca*, cartilage du calcanéum avec vaisseaux sanguins. — *t*, tendon d'Achille. — *ft*, zone intermédiaire fibro-cartilagineuse. × 60.

Le tissu mésenchymateux embryonnaire, point de départ de tous les autres tissus de soutien conjonctifs, est d'abord indifférent quant à sa direction, ses cellules étant disposées en tous sens ; il n'a véritablement pas de texture propre. Au cours du développement, lors de l'évolution de ce tissu primordial, interviennent des tractions et des pressions, qui, outre qu'elles causeront, comme on vient de le voir, la structure fibreuse de la substance fondamentale produite par les cellules, orienteront dans une direction déterminée, la leur même, les éléments constituants, cellules et fibres, de ce

tissu. Roux a énoncé à ce sujet les principes suivants. Dans tous les organes actifs, tels que le muscle de la tunique des vaisseaux sanguins, il y a une texture fonctionnelle dynamique. De même, dans les organes dont la fonction est une résistance passive, tels que ceux des tendons et des ligaments, il y a une texture fonctionnelle statique. La texture a la direction de l'action prédominante de la fonction maxima ; au contraire, il y a absence de texture, d'arrangement, il y a même atrophie, suivant la direction de la fonction minima. C'est-à-dire que le sens du tissu conjonctif est celui même selon lequel il travaille le plus. Pour fixer les idées par des exemples concrets, laissant de côté les tissus osseux et cartilagineux où les actions histogènes sont plus complexes, pour nous limiter aux tissus conjonctifs proprement dits, nous pourrons nous représenter de la façon suivante la mécanogénèse de ces tissus et les distinguer comme il suit.

En première ligne viendra le tissu conjonctif lâche, qui remplit tous les intervalles entre les organes. Formé de cellules et de fibres conjonctives et élastiques disposées d'une façon quelconque, il n'est point ordonné, et les fils de la trame sont enchevêtrés en tous sens. Cette trame est elle-même d'ailleurs peu serrée, et le tissu conjonctif lâche mérite son nom ; il est lâche et sans consistance. C'est du coton entre les organes. C'est qu'ici il n'est pour ainsi dire pas de directions de traction maxima suivant lesquelles la texture se régularise, suivant lesquelles les cellules s'ordonnent ainsi que les fibres, et suivant lesquelles les fibres se multiplient et se fortifient. Le tissu conjonctif lâche est au point de vue mécanique un *tissu distendu*, tiraillé en tous sens ; de là son irrégularité et sa mollesse.

Il est d'autres tissus conjonctifs, comme le tissu des tendons et des ligaments, celui des aponévroses. Les fibres et les cellules qui les forment sont orientées parallèlement, et le tissu est *ordonné*. Ce tissu est dense, *dur*, c'est un tissu fibreux. C'est tantôt une ficelle tendue entre deux organes, tantôt une toile régulièrement tissée, étalée à la surface d'un muscle. C'est qu'au cours du développement ontogénique sous l'action d'une traction forte et de direction constante, un système de fibres conjonctives dirigées d'abord en tous sens peut, par suite de changements dans l'orientation de ses éléments et surtout par suite de la croissance et de la néoformation de fibres suivant les tractions maxima, se transformer en un organe où les fibres seront disposées selon une ou deux directions correspondant aux directions prédominantes de traction. Tantôt, comme dans le tendon ou le ligament, le tissu est *unitendu*, tiré et orienté dans un seul sens, celui de la traction ou de la pression principale ; c'est une ficelle. Tantôt, comme dans une aponévrose musculaire typique, le tissu est *bitendu*, refoulé et par suite orienté dans deux sens principaux perpendiculaires l'un à l'autre ; c'est une toile à tissage très simple et très régulier.

La forme extérieure des organes est aussi en rapport avec l'action prédominante de la fonction. Le tissu conjonctif lâche, où tous les organes du corps sont plongés, est lui-même une sorte d'organe, qu'on pourrait séparer par la dissection, mais informe et n'ayant d'autre forme que celle que lui laissent les organes entre lesquels il est répandu. Les tendons et les ligaments, au contraire, ainsi que les aponévroses musculaires, ont une forme propre, celle de cordages ou de lames.

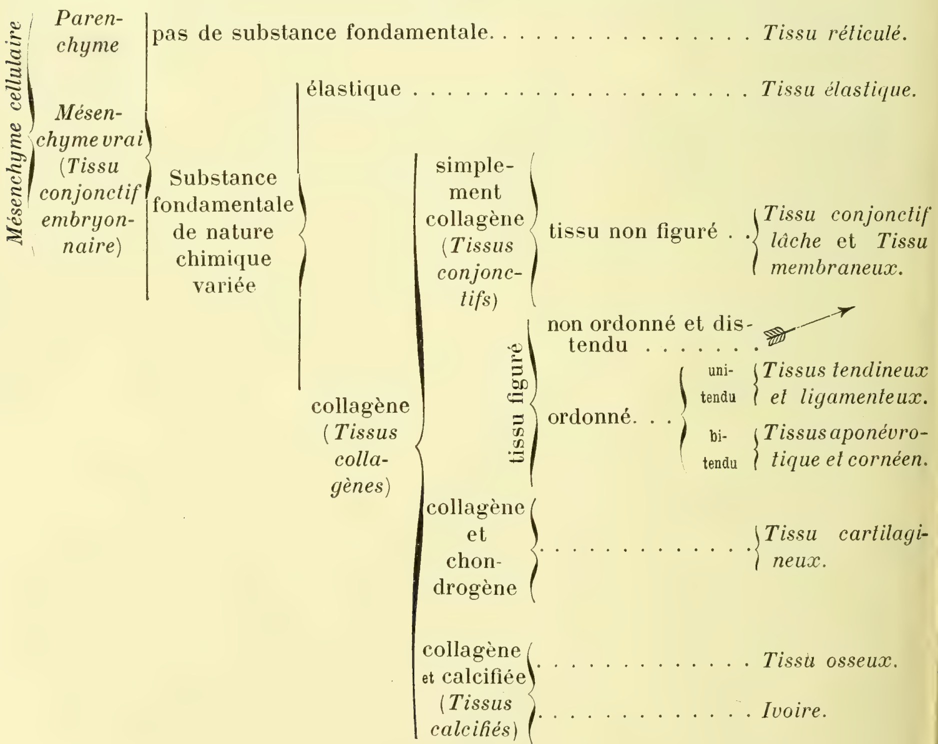
Roux a nommé « actions morphogènes » ces causes histogènes et organogènes qui produisent la forme intérieure et extérieure des tissus et des organes en général et spécialement de ceux qui nous occupent en ce moment. Elles sont dues à des « excitations fonctionnelles », qui ont un caractère vital. Plus on tiraille une ficelle, plus on distend une étoffe, plus on les affaiblit et les détériore. Au contraire, plus est forte la traction qui s'exerce sur un tendon, la distension d'une aponévrose musculaire, en deçà bien entendu de certaines limites, plus leur trame se serre et se fortifie. Il y a, entre les deux cas et les deux effets, la différence qui sépare ce qui est mort et ce qui est vivant. Les actions morphogènes et les excitations fonctionnelles sont à déterminer pour chaque tissu séparément ; de leur nature dépend celle du tissu définitif produit aux dépens d'une ébauche d'abord indifférente. Pour le tissu fibreux, tel que celui des tendons, ce sont des tractions; pour le tissu fibreux des aponévroses, ce sont les pressions exercées par le muscle contracté. Il faut, pour produire du cartilage, des tractions ou des pressions combinées avec un fort mouvement de clivage, c'est-à-dire avec un frottement qui déplace les parties parallèlement à la surface. Pour l'os, c'est une pression alternant ou non avec une traction, accompagnée ou non d'un mouvement de clivage (1).

(1) La variété des substances de soutien, au point de vue de leur composition chimique, s'oppose à ce qu'on cherche à caractériser chimiquement une substance de soutien dans ce chapitre général. On trouvera dans le chapitre suivant quelques indications spéciales sur la chimie des principales espèces de substances de soutien.

CHAPITRE IV

La cellule et les tissus de soutien.

Les tissus de soutien mésenchymateux forment un groupe immense, d'un polymorphisme qui défie presque toute classification. En s'aidant cependant des données qui viennent d'être exposées, on peut espérer en dresser une, suffisante pour les besoins, telle que celle du tableau ci-contre.



Article premier. — PARENCHYME

Le point de départ de toute la série de tissus classés dans le tableau ci-dessus est un mésenchyme simplement cellulaire, sans substance fondamentale. Ce tissu initial existe sous deux formes, que nous examinerons tout d'abord : le parenchyme et le mésenchyme vrai.

Le parenchyme a des cellules de configuration régulière, bien limitées par des membranes nettes, et ressemble plus ou moins aux parenchymes végétaux. Le parenchyme n'existe pour ainsi dire jamais seul, pur et sans mélange avec d'autres tissus mésenchymateux ; on ne le trouve que d'une façon erratique, chez certains animaux et en certaines régions ; et par écartement des cellules dû au dépôt d'une substance fondamentale, il passe avec la plus grande facilité au mésenchyme dérivé.

On peut prendre, comme prototype de ces parenchymes et même des tissus de soutien mésenchymateux en général, l'axe squelettique des filaments branchiaux des Annélides Polychètes tubicoles, tels que *Spirographis*, *Sabella*, etc. Une coupe longitudinale de ces filaments (fig. 540) montre, dans l'axe de l'organe, une colonne de cellules empilées, séparées par des cloisons épaisses et résistantes, tandis que leur protoplasma, très séveux, se réduit sur les coupes à quelques minces fibrilles qui partent du noyau rejeté contre l'une des cloisons transversales de la cellule.

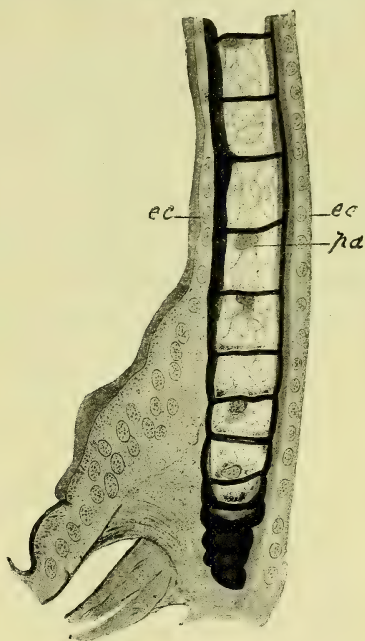


Fig. 540.— *Coupe longitudinale d'un filament de la houppe branchiale chez un* Spirographis *ec*, ectoderme. — *pa*, axe parenchymateux squelettique. × 400.

Le parenchyme, tissu mésenchymateux purement cellulaire, se rencontre encore çà et là dans divers groupes et dans diverses localités. Il n'y a pas d'autre terme générique que celui-là qui convienne au tissu des « cartilages linguaux » des Mollusques, du cartilage des Annélides, de celui des Limules, du cartilage des Cyclostomes et en général à tous ces tissus que Kölliker a réunis sous le chef de « cartilage celluleux » sans substance fondamentale. Les cartilages linguaux ou pièces de soutien de la radula (v. fig. 446) sont formés par de grandes cellules claires, vésiculeuses, appliquées les unes contre les autres (*Helix*), que l'on a considérées d'habitude comme cartilagineuses (Kölliker), tandis que d'autres auteurs (Leydig, Plate, Loisel) se sont élevés contre cette assimilation, Leydig par exemple comparant plutôt ce tissu à celui de la corde dorsale des Vertébrés.

Ici se place la question si embrouillée du parenchyme des Vers, où la liste des auteurs à citer tiendrait la moitié d'une de ces pages. Le parenchyme des Vers, au sens anatomique du mot, est l'ensemble du mésenchyme qui, chez les Vers manquant de cavité générale, les Platodes par exemple, remplit tout l'espace compris entre la couche sous-cuticulaire et en général l'enveloppe générale du corps d'une part et d'autre part les divers organes du corps. Il s'en faut que ce parenchyme ou mésenchyme ait tout entier une structure parenchymateuse, qu'il soit un parenchyme histologique. Quelques

auteurs seulement, Villot, Sommer, Landois, Lang, Leuckart et Walter, l'ont décrit comme uniquement formé de cellules rondes ou polyédriques accolées comme en un parenchyme végétal. D'autres l'ont trouvé formé par des cellules ramifiées, anastomosées en un réseau, correspondant ainsi à notre mésenchyme cellulaire vrai (Schwarze, Kerbert, Ziegler, Lortet et Vialleton). Le réseau n'est pas purement cellulaire et se complique même, selon quelques zoologistes, par la présence de fibres conjonctives. Ce qui est vraisemblable, c'est que la forme primitive du tissu mésenchymateux des Platodes est la forme parenchymateuse vraie (Leuckart) et que, de ce point de départ, les cellules peuvent se différencier dans deux directions principales de façon à donner naissance à plusieurs sortes de tissu : le type vésiculeux, produit par les cellules parenchymateuses, devenues grandes et claires, accolées les unes aux autres ; le type mésenchymateux, causé par la transformation étoilée des cellules parenchymateuses ; le type conjonctif fibreux. Il n'est point d'auteur récent ayant étudié avec soin le parenchyme des Vers qui n'ait été amené à constater l'existence de ces espèces de tissus et d'autres encore (Zernecke, Montgomery). Il est manifeste aussi que selon les endroits, selon l'âge des animaux, il y a toutes les formes de passage entre les diverses espèces de parenchyme ; selon qu'on examine une région centrale ou une région périphérique ou encore le tissu qui avoisine les organes, le tissu primitif est plus ou moins modifié, est devenu plus ou moins fibreux, et son aspect dépend en somme de conditions extérieures, notamment du déplacement des organes (Looss, Noack).

Article 2. — MÉSENCHYME EMBRYONNAIRE

Le mésenchyme cellulaire vrai est le point de départ, chez l'embryon de la plupart des animaux, des dérivés mésenchymateux si variés que présente l'organisme adulte. Aussi ceux-ci, comme il a été dit plus haut, étant réunis sous le titre commun de tissus de substance conjonctive, le *mésenchyme embryonnaire* est-il souvent désigné sous le nom de *tissu conjonctif embryonnaire*. De consistance très molle, ce tissu est formé uniquement de cellules étoilées ramifiées, relativement rares, situées dans une substance fondamentale amorphe, si peu consistante elle-même qu'on peut presque la négliger et considérer ce tissu comme purement cellulaire. Il suffit, pour en avoir des spécimens, d'examiner le tissu qui, sur une coupe quelconque d'un embryon jeune de Vertébré, remplit tous les intervalles ménagés entre les organes (voir fig. 24). La queue des têtards d'Amphibiens, qui est aussi un organe embryonnaire, n'ayant pas le temps d'atteindre à une organisation définitive, offre un tissu mésenchymateux analogue, dit « lophioderme », qui forme la masse intérieure de l'organe (fig. 541). On trouvera encore un tissu analogue dans le mésenchyme qui remplit la cavité cœlomique de beaucoup d'animaux. C'est le mésenchyme cellulaire vrai ou tissu conjonctif embryonnaire, qui, en se différenciant dans des directions divergentes, donnera naissance aux divers tissus de soutien représentés chez l'adulte.

Article 3. — TISSU RÉTICULÉ

Le *tissu réticulé* résulte fréquemment de la persistance pure et simple chez l'adulte du tissu conjonctif embryonnaire dont les éléments se sont anastomosés en un réseau et ont pris une forme habituellement plus régu-



Fig. 541. — *Tissu mésenchymateux (lophioderme) de la queue d'un têtard de* Triton alpestris Laur. × 500.

lière. Souvent il diffère en outre du tissu initial par un durcissement et une transformation chimique de la substance des cellules qui le constituent. En voici plusieurs exemples. Il existe, autour des alvéoles glandulaires, des cellules conjonctives particulières, découvertes par Boll ; elles sont appliquées contre la membrane propre qui entoure l'alvéole, sont largement anastomosées les unes avec les autres, et laissent des trous entre leurs anastomoses ; il en résulte l'aspect d'un panier à claire-voie, d'où le nom de « cellules en panier » qu'on a donné à ces éléments. Le labyrinthe membraneux de l'oreille interne est entouré d'un manchon de tissu réticulé très lâche, dont les mailles sont baignées par la lymphe, et qu'on appelle pour cela

tissu périlymphatique du labyrinthe ». Les meilleurs et les plus importants exemples qu'on puisse donner du tissu réticulé sont ceux qu'on prendra dans des organes de constitution spongieuse, lacuneuse, où circule un liquide, sang ou lymphe ; nous avons nommé la « rate » et les « organes lymphoïdes » des Vertébrés.

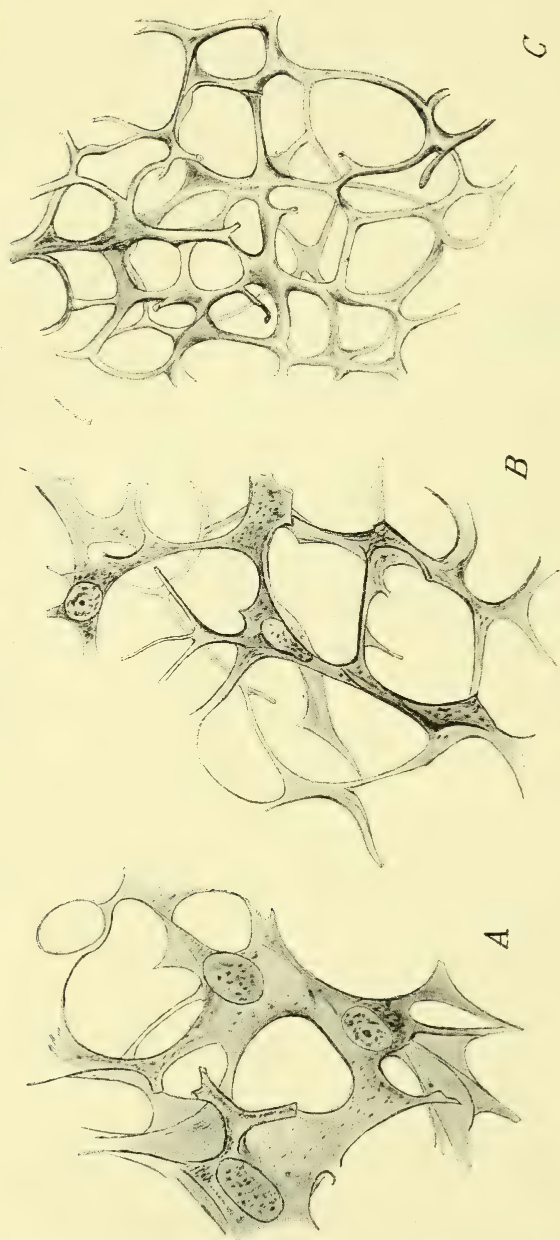


Fig. 542. — *Tissu réticulé de la rate chez un Sélacien* (Acanthias) ; *évolution de ce tissu.*

A, fœtus d'*Acanthias* de 15 centimètres de long; fragment du réticulum de la rate formé par des cellules anastomosées. — B, fœtus d'*Acanthias* de 24 centimètres de long; portion du réticulum splénique montrant les noyaux cellulaires en voie d'atrophie et les travées devenues plus solides et plus grêles. — C, *Acanthias* adulte ; l'état cellulaire du réseau splénique n'est plus reconnaissable : le réseau est transformé en travées dures et homogènes. × 714. D'après Laguesse.

La rate, examinée de préférence chez les Poissons, où sa structure est plus évidente, a pour soutien un tissu réticulé dont les mailles sont baignées par le sang et renferment, comme on l'a vu plus haut, de nombreux éléments du sang en voie de formation ou de destruction ; ce tissu, comme Laguesse et d'autres l'ont montré, est formé par des cellules anastomosées (fig. 542, A), si du moins on l'examine alors qu'il est encore peu développé et chez des embryons peu avancés en âge, tandis que plus tard il se modifie.

De même, la charpente des organes lymphoïdes est aussi constituée par un réseau cellulaire (His et d'autres), dont les mailles sont parcourues par la lymphe et habitées par des lymphoblastes et des lymphocytes en voie de division et d'évolution ; l'on donne le nom

de *tissu lymphoïde* ou « adénoïde » à cette importante variété de tissu réticulé, dont le réseau contient des éléments lymphatiques.

Dans ces divers exemples, le réseau est formé de cellules anastomosées qui se sont durcies et se sont modifiées chimiquement. Leur substance s'est transformée en une matière spéciale trouvée par Mall dans les ganglions lymphatiques, la rate, la muqueuse intestinale, le foie, les reins et les vésicules pulmonaires. Siegfried l'a étudiée sous le nom de *réticuline* ; elle est insoluble dans l'eau, les carbonates alcalins, l'eau de chaux, les acides étendus. La réticuline se dissout par ébullition avec les alcalis dilués, mais résiste longtemps à l'eau bouillante et ne donne point de gélatine, à l'inverse du collagène. Elle résiste à la digestion pepsique et trypsique, ce qui permet de l'extraire des tissus. La réticuline présente une composition voisine de celle des matières albuminoïdes ; elle renferme un peu de phosphore. Elle donne les réactions du biuret, xanthoprotéique et d'Adamkiewicz, mais pas la réaction de Millon.

Le durcissement et la transformation chimique peuvent être poussés assez loin pour que le caractère cellulaire des éléments du réseau disparaisse totalement et que la substance cellulaire soit transformée en des fibres dures ; ce changement est l'effet de l'âge, et, comme Laguesse l'a montré, l'examen du réseau splénique chez des embryons de plus en plus âgés et finalement chez l'adulte offre la série complète des étapes de la transformation (fig. 542, B, C). Ce réseau cellulaire est de plus strictement cellulaire, au début tout au moins. Mais il est possible qu'avec les progrès du développement, ses travées se renforcent de fibres ou plutôt de faisceaux de fibres formées par les cellules du réseau (Hœhl). Certains auteurs (Ranvier, Renaut, Hoyer) ont même soutenu qu'il en était toujours ainsi et que le tissu réticulé, celui des organes lymphoïdes, était formé de faisceaux conjonctifs, à la surface desquels étaient appliquées les cellules.

Article 4. — TISSU ÉLASTIQUE

Dans les tissus de soutien qui nous restent à examiner, la constitution n'est plus exclusivement cellulaire, mais une substance intercellulaire ou fondamentale, produite par les cellules, s'ajoute à elles pour constituer le tissu. Bien plus, à l'état adulte, ce ne sont pas les cellules, mais c'est la substance intercellulaire qui joue le rôle le plus important dans la réalisation d'une charpente.

Le tissu élastique doit avoir dans la série de ces tissus une place un peu spéciale, et demande à être étudié tout d'abord.

La substance élastique, l'*élastine*, qui le caractérise, se rapproche par sa composition des matières albuminoïdes ; elle donne la réaction xanthoprotéique et celle de Millon. Insoluble dans l'eau, l'alcool et l'éther, elle résiste assez fortement aux agents chimiques. Les alcalis ne l'attaquent pas à froid et ne la dissolvent que lentement à chaud. L'ébullition avec les acides dilués ou l'eau sous pression la transforme toutefois en protéoses. Les enzymes protéolytiques, surtout la trypsine, produisent le même effet. Les acides froids n'ont sur l'élastine qu'une action très faible.

Il a été déjà question du mode de formation de la substance élastique ; il est bon cependant que nous y revenions. La *substance élastique* se présente sous la *forme de grains*, *de fibres ou de lames*. Elle est le produit de cellules particulières qu'on peut appeler *élastoblastes*, « cellules élastogènes », soit que ces éléments la forment directement en se transformant en elle (fig. 543), soit qu'ils la déposent comme une sorte de sécrétion, soit qu'ils la produisent indirectement, cette substance se différenciant secondairement dans une matière fondamentale amorphe préalablement sécrétée par les cellules. Il paraît en tout cas bien peu acceptable d'admettre que la substance élastique se forme sans l'intervention d'éléments cellulaires.

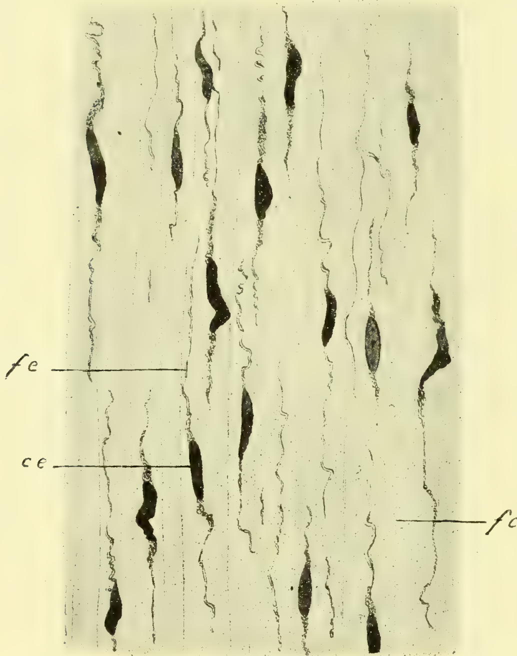


FIG. 543. — *Coupe longitudinale du ligament de la nuque (tissu élastique) chez un fœtus de Cheval de* 6 *mois.*
fe, fibres élastiques. — *ce*. cellules élastiques ou élastoblastes ; les fibres élastiques paraissent être les prolongements modifiés du corps cellulaire de ces éléments. — *fc*, fibres du tissu conjonctif formant la masse fondamentale du ligament. × 500.

La forme de grains paraît être la plus primitive ; celle de fibres lui succède, sans doute par alignement des grains élastiques bout à bout. les lames résultent à leur tour de la confluence des fibres. RANVIER, REINCKE, HANSEN, etc., ont vu se former des grains élastiques dans la cellule même ou à sa surface, ou bien encore loin de la cellule dans une substance fondamentale environnante.

La forme la plus fréquente sous laquelle se présente la substance élastique est celle de fibres. Celles-ci sont en général assez épaisses, à double contour, ramifiées et anastomosées en un réseau, le *réseau élastique*. En étalant à plat, puis colorant par un violet basique le mésentère du Rat, on met en évidence un beau réseau élastique qui s'étend dans toute la membrane (voir fig. 547, *fe*). Le « ligament de la nuque », qui chez les grands Mammifères soutient la tête, les « ligaments jaunes » qui unissent les vertèbres fourniront aussi de bons échantillons de réseaux élastiques Si l'on examine le ligament de la nuque chez un fœtus de Bœuf ou de Cheval, on le trouve formé de cellules conjonctives disposées en files longitudinales, de fibres conjonctives orientées dans le même sens et de fibres élastiques anastomosées çà et là en formant un réseau à mailles allongées dans le sens de la longueur du ligament (fig. 543). Dans le ligament d'un animal adulte, les

fibres élastiques sont devenues l'élément prépondérant et caractéristique du ligament.

Les lames élastiques paraissent n'être que des fibres volumineuses et aplaties, à moins qu'elles ne proviennent de l'assemblage de plusieurs fibres. Anastomosées les unes avec les autres, elles peuvent former de larges membranes fenêtrées rehaussées de bandes élastiques en relief, telles que celles qui, dans les grosses artères comme l'aorte, forment la charpente élastique du vaisseau (fig. 544).

Il ne faut pas ranger parmi les formations de nature élastique certaines membranes qui n'ont de commun avec elles que la propriété physique de l'élasticité, et avant de leur attribuer cette place dans l'ensemble des tissus, il faut s'assurer qu'elles possèdent les autres caractères de la substance élastique. Cette observation s'applique aux « membranes basales » qui séparent les épithéliums du tissu conjonctif sous-jacent, à la « membrane de Descemet », qui limite en arrière la cornée transparente, à la « cristalloïde », qui entoure le cristallin, etc.

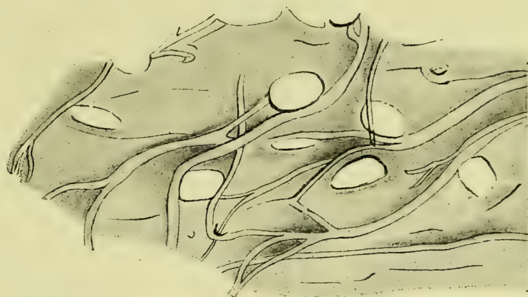


Fig. 544. — *Lame élastique de l'aorte du Bœuf.*
Isolée par macération de l'artère dans la soude caustique. Trous de la membrane. Bandes en relief doublant la membrane. × 250.

La distribution du tissu élastique est très étendue, et des procédés de coloration avantageux ont décelé des fibres et des réseaux élastiques là où, auparavant, on en méconnaissait la présence. Mais ce tissu est rarement pur et n'est jamais seul à former un organe. Même dans les organes comme le ligament de la nuque et les ligaments jaunes, qui passent pour de véritables organes élastiques, il est mélangé à du tissu conjonctif. Le tissu élastique est associé à d'autres, tissu conjonctif, cartilagineux, osseux, avec lesquels il forme des organes de soutien, le tendon, le cartilage, l'os. Il entre le plus souvent pour la plus faible part dans la composition de ces organes (les ligaments précités exceptés), si bien qu'il paraît être un élément de constitution surajouté et accessoire. C'est même à peine si, à la vue d'un réseau élastique, on oserait parler de tissu, si la nature très spéciale de la substance qui le compose n'assignait à ce réseau une place à part et équivalente à celle des autres tissus de soutien.

Article 5. — TISSUS COLLAGÈNES

I. Caractères généraux

Tandis que dans le tissu élastique la substance figurée était de nature élastique, dans les tissus collagènes elle est formée par une *matière colla-*

gène qui se présente sous la forme de fibres, les *fibres collagènes* ou *conjonctives.* Les tissus conjonctifs proprement dits, cartilagineux, osseux, sont collagènes. Mais tandis que dans les premiers la présence des fibres est apparente dès l'abord et sans aucun artifice de préparation, elle ne devient évidente dans les deux autres que par l'emploi de procédés spéciaux, masquée qu'elle est par l'existence dans ces deux tissus de substances spéciales, qui les caractérisent et les distinguent des tissus conjonctifs proprement dits.

Le *collagène* des fibrilles conjonctives est une matière qui se rapproche également beaucoup des substances albuminoïdes, mais s'en sépare toutefois assez nettement en ce qu'il ne paraît pas renfermer le groupement atomique de la tyrosine ; le glycocolle y est, au contraire, très abondant. Le collagène est insoluble dans l'eau, les solutions salines, les acides et les alcalis dilués ; mais il se gonfle fortement dans les acides minéraux étendus et dans l'acide acétique. Par chauffage prolongé avec de l'eau, il *se transforme en gélatine* qui se dissout et dont le collagène paraît être l'anhydride : on a pu obtenir dans certaines circonstances la déshydratation inverse et la transformation de la gélatine en collagène. Le collagène est digéré par la pepsine, mais n'est attaqué par le suc pancréatique que s'il a été antérieurement traité par les acides ou chauffé avec de l'eau. Les sels des métaux lourds ratatinent et durcissent les fibrilles collagènes ; il en est de même du tannin, dont la combinaison avec le collagène, imputrescible et mise à profit pour la conservation du derme cutané, constitue le principe sur lequel repose l'industrie des cuirs.

II. Tissus conjonctifs

Les tissus conjonctifs proprement dits offrent deux formes principales :

Le *tissu conjonctif sans forme*, *non figuré* (Henle), *tissu conjonctif lâche, aréolaire* ou *tissu cellulaire* (Bichat, Kœlliker, Ranvier) ;

Le *tissu conjonctif figuré* (Henle), *dur* (Kœlliker), *modelé* (Renaut), doué d'une consistance plus grande, ayant une figure propre et réalisant certains modèles.

A. **Tissus conjonctifs non figurés (conjonctif lâche et membraneux).** — Le *tissu conjonctif lâche* est très répandu dans l'organisme ; on le trouve dans les intervalles des organes, au-dessous de la peau des Vertébrés, où il prend le nom de « tissu conjonctif sous-cutané ».

Ce dernier fournira un exemple commode à étudier du tissu conjonctif lâche. Pour cela, on se servira du procédé de la boule d'œdème, qui consiste à injecter au-dessous de la peau, au milieu du tissu en question, un liquide fixateur et colorant qui, écartant légèrement les éléments les uns des autres en même temps qu'il les rendra inaltérables et bien visibles, permettra d'en mieux voir les formes et de se rendre mieux compte de leurs rapports. On verra alors qu'il se compose de cellules et de substance intercellulaire.

Les *cellules* (fig. 545) sont de nature assez diverse. Il y a d'abord et surtout de grandes cellules, plates, de forme ramifiée, qu'on appelle cellules du tissu conjonctif, cellules fixes. On trouve, en outre, en plus ou moins

grand nombre, des cellules migratrices ou amibocytes, cheminant ou momentanément arrêtées dans les mailles du tissu. De plus, le tissu renferme en quantité variable des cellules mésenchymateuses nutritives : les « cellules plasmatiques » (*Plasmazellen*), les « cellules-engrais » (*Mastzellen*) et

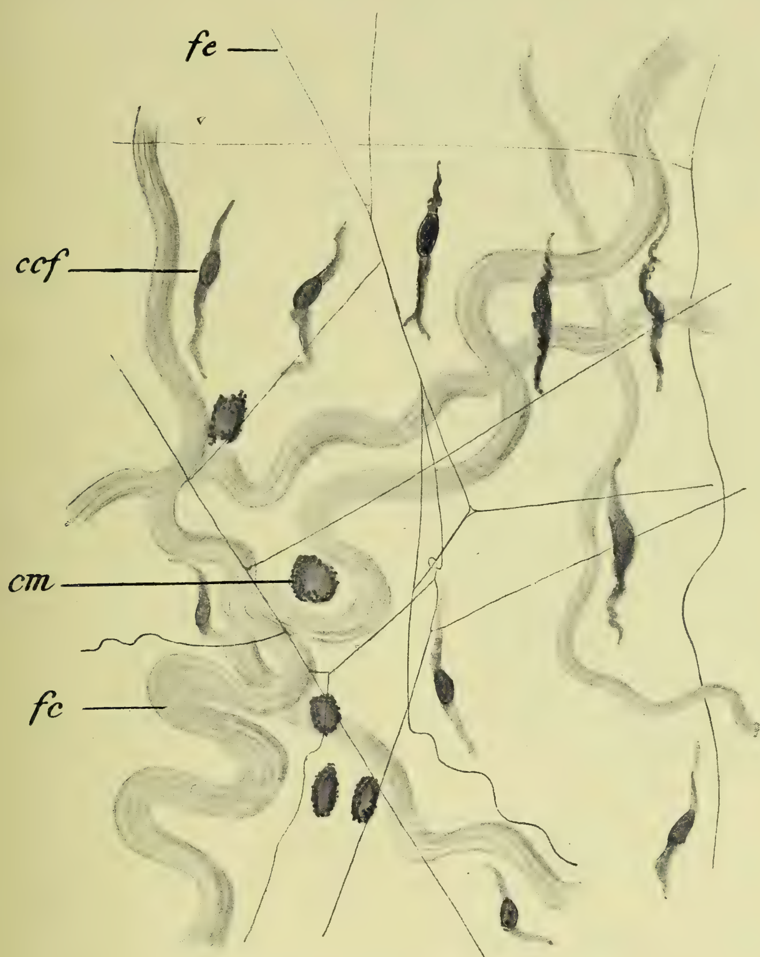


Fig. 545. — *Tissu conjonctif lâche sous-cutané d'un Rat blanc.*

Boule d'œdème produite par injection de violet de gentiane. — *ccf*, cellules fixes du tissu conjonctif. — *cm*, cellules-engrais (*Mastzellen*) (dont la coloration spécifique n'a pas été rendue pour ne pas compliquer le dessin). — *fc*, faisceaux conjonctifs. — *fe*, fibres élastiques.

des « cellules adipeuses ». Ces dernières, en certains endroits, peuvent former, agglomérées en lobules, des amas très considérables.

La *substance intercellulaire* (fig. 545) se compose d'une matière fondamentale amorphe, de fibres conjonctives et de fibres élastiques. La matière amorphe remplit les vides laissés entre les autres éléments. Les fibres élastiques sont, comme d'ordinaire, disposées en un réseau. Les fibres conjonctives ne sont pas isolées mais réunies en faisceaux de grosseur variée, qu'on appelle *faisceaux conjonctifs*. Ces faisceaux, onduleux, entrecroisés en tous sens, sont l'élément caractéristique de ce tissu. Si on traite la préparation

par un acide tel que l'acide acétique, ils se gonflent beaucoup et les fibrilles qui les constituaient deviennent indistinctes ; ce changement est dû à l'action de l'acide sur la substance collagène dont les fibres conjonctives sont formées, et le gonflement est le premier stade d'une dissolution qui pourrait être complète (fig. 546). On remarque sur une semblable préparation que les faisceaux conjonctifs ne sont plus régulièrement cylindriques, mais très irrégulièrement bosselés, offrant alternativement des ventres et des étranglements. Au niveau des étranglements, on distingue des espèces d'anneaux, obliques ou transversaux, qui enserrent le faisceau ; on considère en général ces anneaux comme des bandes de renforcement d'une gaine générale très mince qui enveloppe tout le faisceau d'une manière continue (Thin, Gruenhagen) ou discontinue (Ranvier, Renaut), et qu'on a crue de nature élastique (fig. 546). On ne connaissait d'abord qu'une seule espèce de faisceaux conjonctifs, colorables par le picrocarmin en rose et acidophiles. Mais Cajal a montré que les faisceaux collagènes ont des réactions variables, acidophiles, basophiles, neutrophiles ; les faisceaux ordinaires de l'Homme adulte sont acidophiles ; à l'état pathologique et en certains endroits chez l'Homme normal se trouvent des faisceaux basophiles.

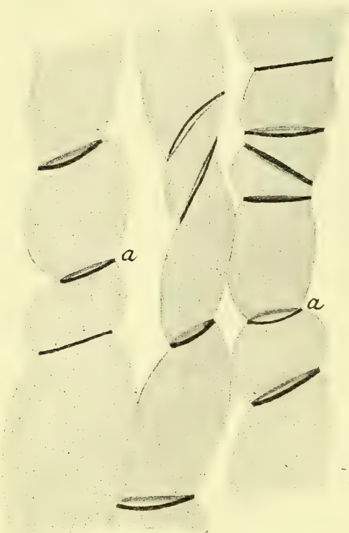


Fig. 546. — *Faisceaux conjonctifs après traitement par un acide.*

a, anneaux d'étranglement. × 370.

Les rapports de ces divers éléments entre eux sont intéressants à connaître. Il est à peu près universellement admis que les faisceaux conjonctifs sont isolés, n'ayant entre eux aucun rapport, formant un feutrage et non unis en un réseau. Robin, cependant, ainsi qu'Axel Key et Retzius et Löwe admirent cependant qu'ils formaient par leur réunion des lames ; d'où la « théorie lamineuse » du tissu conjonctif et les noms de « tissu lamineux » et de « faisceaux lamineux ». Ces lames limitaient des aréoles, des cellules, plus ou moins complètement fermées, telles que se les représentait autrefois Bichat dans son concept du « tissu cellulaire ».

Quant aux cellules fixes, on a admis : soit qu'elles étaient sans connexion entre elles (Ranvier), soit qu'elles s'unissaient à distance par des prolongements aigus (Renaut), soit enfin qu'elles s'anastomosaient largement de façon à former des membranes à peu près continues (Key et Retzius, Löwe). Dans les conditions ordinaires de l'observation, on les trouve isolées.

Les rapports enfin des cellules et des faisceaux conjonctifs sont parmi les questions les plus discutées de l'histologie. D'après la conception de Ranvier, les cellules conjonctives fixes sont appliquées sur les faisceaux conjonctifs, qu'elles recouvrent en partie à la façon de cellules endothé-

liales ; les espaces ainsi limités par les faisceaux recouverts des cellules plates du tissu conjonctif sont baignés par la lymphe qui y circule, si bien que les interstices du tissu cellulaire lâche et ceux en général de tous les tissus conjonctifs, bref les espaces conjonctifs, représentent les origines des vaisseaux lymphatiques, encore très imparfaitement et très incomplètement délimités. A la suite de v. Recklinghausen, la plupart des auteurs allemands se sont fait une tout autre idée des rapports des cellules et des faisceaux; pour eux, il existe entre les faisceaux conjonctifs de fins conduits où circulent les sucs nutritifs et qu'ils ont appelés pour cette raison « les canalicules du suc » (*Saftkanälchen*) ; ces canaux s'élargissent çà et là en « espaces du suc » (*Saftlücken*), à l'intérieur desquels sont contenues les cellules conjonctives, ainsi entourées de tous côtés par le liquide lymphatique ; ces canaux et ces espaces du suc sont les sources des vaisseaux lymphatiques.

Le *mésenchyme des Invertébrés* se présente sous un aspect qui, le plus souvent, rappelle celui du tissu conjonctif lâche des Vertébrés. C'est-à-dire qu'ici aussi il est formé d'un feutrage de faisceaux conjonctifs et de cellules. Comme chez les Vertébrés, nombre de ces cellules ont pris des caractères très spéciaux et sont devenues des cellules nutritives. Telles sont les cellules plasmatiques, les cellules de Leydig, les œnocytes, des cellules calcaires de beaucoup d'animaux, les cellules muqueuses des Mollusques. Nous connaissons déjà ces cellules (p. 380 et suiv.), et nous avons indiqué leurs affinités avec le sang et pour certaines d'entre elles leur parenté avec l'ectoderme. Ne pouvant étudier le tissu conjonctif successivement dans tous les groupes de la série animale, nous nous contenterons de montrer, par quelques exemples empruntés à certains de ces groupes, que ce tissu y est bien conforme au plan général d'organisation que nous avons indiqué.

Chez les Arthropodes, le tissu conjonctif est très peu développé ; tout chez eux est en muscle et en charpente chitineuse servant de soutien et de levier pour les muscles et remplaçant physiologiquement les tendons et les os des Vertébrés. Les Décapodes possèdent par exemple un tissu cellulo-fibreux, représenté par de grandes cellules, entre lesquelles courent des fibres onduleuses qui dessinent un réseau intercellulaire et qui représentent une matière intercellulaire produite par les cellules (Vitzou, Frenzel) C'est là le tissu conjonctif primordial, qui, par disparition des cellules, peut se transformer en tissu fibreux lacuneux ; celui-ci. à son tour, les lacunes disparaissant, deviendra plus dense et prendra l'aspect de membranes.

Le tissu conjonctif chez les Mollusques, contrairement aux Arthropodes, est extrêmement développé. Typiquement, il est formé des éléments suivants, d'après les recherches de Brock : Ce sont d'abord des cellules nutritives et surtout plasmatiques très nombreuses, dont les cellules de Leydig, claires, réfringentes, riches en glycogène, ne sont sans doute qu'une variété ; puis, des cellules conjonctives muqueuses (Flemming), et d'autres encore. En second lieu, des cellules conjonctives étoilées, ou cellules fixes, s'anastomosent par leurs prolongements avec les cellules voisines. Enfin, des faisceaux de fibres conjonctives parcourent le tissu en tous sens.

Le tissu conjonctif est encore loin d'être connu chez les Invertébrés comme il l'est chez les Vertébrés.

Le *tissu membraneux des Vertébrés*, c'est-à-dire celui qui forme la

trame des membranes séreuses telles que le mésentère, le péricarde, les plèvres, n'est pas autre chose que du tissu cellulaire lâche, tel que celui qu'on obtient par le procédé de la boule d'œdème, tissu qu'on aurait aplati et étalé, comme on le fait en réalité dans la préparation microscopique. L'image est alors la même que celle qu'on aurait sous les yeux si l'on examinait le tissu membraneux d'une séreuse telle que le mésentère. Le tissu



Fig. 547. — *Mésentère d'un jeune Rat blanc* (Mus decumanus Pall.)
Etalé à plat, coloré par le violet dahlia et l'éosine. — *cf*, cellules fixes du tissu conjonctif. — *mz*, *Mastzelle*. — *fc*, faisceaux conjonctifs. — *fe*, réseau des fibres élastiques. × 250.

membraneux diffère donc uniquement du tissu conjonctif lâche, en ce que ses éléments constituants, faisceaux conjonctifs, fibres élastiques et éléments cellulaires sont disposés à peu près dans un même plan (fig. 547).

B. **Tissus conjonctifs figurés.** — On peut les diviser en deux catégories principales :

Les tissus *ordonnés* ; les tissus *non ordonnés*.

Dans les tissus ordonnés, les éléments constituants sont orientés tantôt dans une, tantôt dans deux directions ; autrement dit, ces tissus sont ou bien unitendus ou bien bitendus. Les tissus *tendineux* et *ligamenteux* qui forment les tendons, les ligaments, les disques articulaires, sont de la première espèce. La seconde comprend deux variétés, le *tissu aponévrotique*, qui forme les aponévroses d'enveloppe des muscles, et le *tissu cornéen*, qui constitue la cornée transparente.

Le tissu non ordonné se distingue des précédents par l'irrégularité de l'agencement de ses éléments constitutifs ; ses faisceaux conjonctifs sont orientés dans tous les sens ; c'est un tissu distendu. Le derme de la peau et

le chorion des muqueuses, le périoste de l'os et le périchondre, les capsules conjonctives qui entourent les organes, la dure-mère, la sclérotique peuvent figurer dans ce groupe.

Les tissus ordonnés méritent seuls une description, car seuls ils offrent de l'intérêt au point de vue de l'histologie générale.

a) *Tissus tendineux et ligamenteux.* — Les tendons et les ligaments sont formés d'un tissu conjonctif ordonné et tendu dans un seul sens. Il suffit, pour s'en rendre compte, d'examiner un petit tendon tel que l'un des tendons filiformes de la queue du Rat (fig. 548). On voit alors qu'il est strié et de structure fibrillaire, les fibres étant dirigées dans le sens de la longueur de l'organe ; entre les fibres on constate, par l'emploi de réactifs colorants, des rangées longitudinales de bâtonnets colorés. Ces fibres font partie de faisceaux conjonctifs, dirigés et tendus dans un seul sens, laissant entre eux des intervalles linéaires ; les bâtonnets colorés qui occupent ces intervalles correspondent à autant de cellules conjonctives, alignées longitudinalement. Pour se faire une idée plus complète de la structure d'un tendon, il convient d'en faire des dissociations et de colorer par un réactif convenable les éléments dissociés. Ou bien on peut traiter le tendon entier par le carmin aluné, qui gonflera les faisceaux conjonctifs et les rendra plus pâles, laissant apercevoir ainsi les cellules conjonctives colorées par le réactif. On voit alors les faisceaux conjonctifs ou faisceaux tendineux primaires, recouverts à leur surface de cellules quadrangulaires, disposées en chaînes et accolées bout à bout, s'incurvant en tuile autour du faisceau (fig. 549). Elles possèdent un noyau ovalaire ou

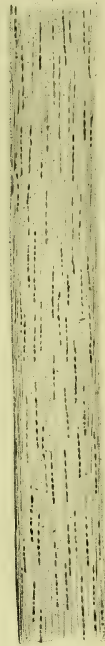


FIG. 548. — *Tendon filiforme de la queue du Rat blanc.*

Vu à plat après coloration. Striation longitudinale et séries de bâtonnets colorés. × 40.

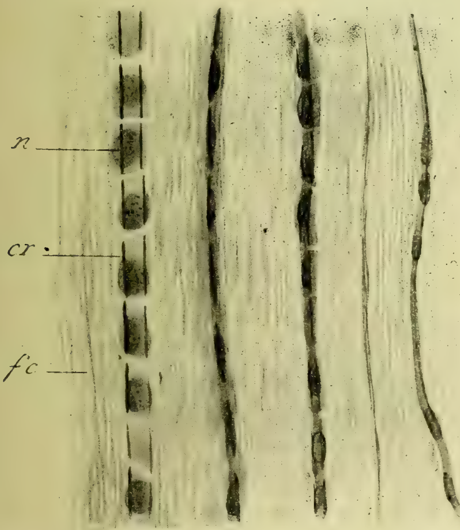


FIG. 549. — *Tendon filiforme de la queue de la Souris.*

Dissociation. Fort grossissement. Chaînes longitudinales de cellules tendineuses vues les unes par la tranche, les autres de face. — *n*, noyaux de ces cellules. — *cr*, crêtes d'empreinte. — *fc*, faisceaux conjonctifs. × 250.

arrondi et un protoplasma strié dans le sens de la longueur. Le long des séries cellulaires, on voit courir parallèlement à la direction générale des éléments du tendon un ou deux traits plus colorés, qui s'arrêtent entre les cellules et n'existent qu'à leur niveau. Ranvier a montré que c'étaient là des espèces de côtes saillantes de la cellule, au niveau desquelles la substance cellulaire étant plus épaisse apparaissait plus fortement teintée ; et il a nommé ces côtes « crêtes d'empreinte », parce qu'elles sont produites par des lames de substance cellulaire pénétrant dans les intervalles des faisceaux tendineux. Depuis Gruenhagen, on admet que le corps de la cellule conjonctive tendineuse n'est pas seulement cette plaque quadrangulaire et côtelée que nous avons

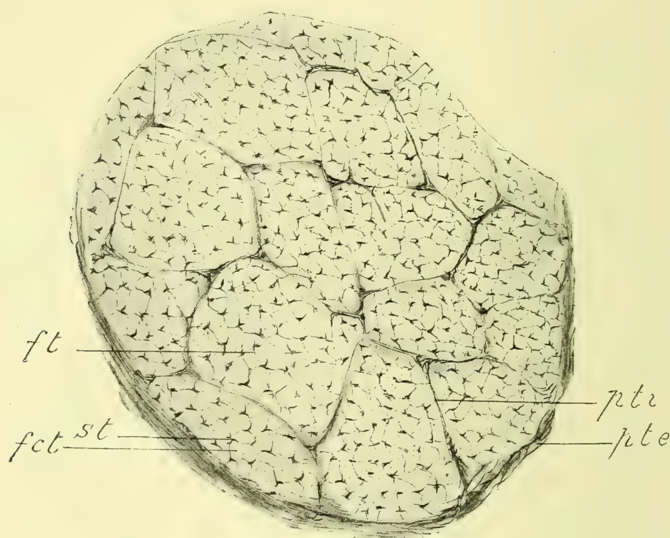


Fig. 55o. — *Coupe transversale du tendon d'Achille du Lapin.*

t, faisceaux tendineux ou tendons élémentaires. — *st*, figures stellaires. — *fct*, faisceaux conjonctifs ou faisceaux tendineux primaires. — *pti*, cloisons du *peritendineum internum* séparant les faisceaux tendineux. — *pte*, *peritendineum externum*. × 60.

reconnue ; mais qu'il part des bords latéraux de la plaque protoplasmique des expansions en ailes, extrêmement minces et formées d'une substance comme desséchée, qui peuvent faire le tour du faisceau tendineux et s'anastomoser dans les espaces interfasciculaires avec des expansions semblables venues des cellules voisines. Enfin, autour des faisceaux tendineux primaires se trouve un réseau délicat de fibres élastiques.

Quelque déconcertant que soit au premier abord l'aspect d'une coupe transversale de tendon (fig. 55o), il n'est cependant pas difficile de le comprendre en le comparant au précédent. La coupe transversale est caractérisée par l'existence de figures stellaires, colorées et irrégulières, occupant les intervalles laissés entre des champs irrégulièrement arrondis ou polygonaux, de coloration plus pâle. Ces champs sont la section des faisceaux conjonctifs ou « faisceaux tendineux primaires » ; les figures stellaires correspondent donc aux cellules conjonctives. Mais elles ne sont pas uniquement formées par celles-ci, et leur constitution est complexe ; elles com-

prennent en effet plusieurs éléments constituants : d'abord les cellules et leurs prolongements ; une gaine mince qui entoure les faisceaux tendineux, de même que tous les faisceaux conjonctifs, et qui envoie des expansions dans l'intérieur du faisceau, le cloisonnant en fascicules plus petits ; enfin, la coupe des fibres du réseau élastique périfasciculaire (fig. 551).

D'après cela, il est facile d'établir la correspondance entre la vue longitudinale du tendon et sa coupe transversale, et de se rendre compte des rapports des cellules et des faisceaux conjonctifs. Suivant les comparaisons classiques, la cellule est comme une affiche posée sur un pilier ; on peut en

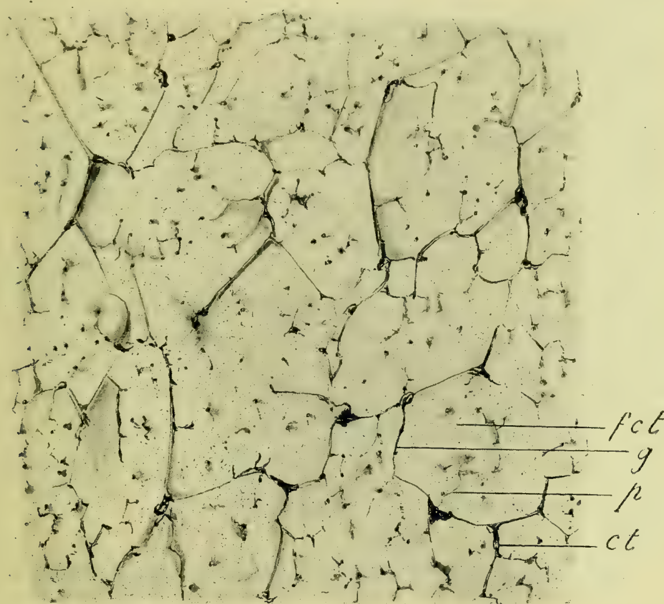


Fig. 551. — *Portion de la même coupe vue à un fort grossissement.*

fct, aisceau conjonctif ou faisceau tendineux primaire. — *ct*, cellule conjonctive ou tendineuse formant la partie principale de la figure stellaire. — *g*, gaine des faisceaux conjonctifs. — *p*, prolongements de cette gaine à l'intérieur du faisceau conjonctif. × 250.

reproduire le modèle par de la cire molle serrée entre les doigts rapprochés, et réaliser ainsi le corps cellulaire principal, occupant l'espace polygonal demeuré vide entre les doigts, les prolongements cellulaires s'insinuant comme des lames minces dans les plus petits interstices, les crêtes d'empreinte correspondant aux endroits où la cire est le plus épaisse. Quant à savoir dans quelle étendue les cellules recouvrent les faisceaux conjonctifs et quels sont leurs rapports exacts entre elles, Ranvier a admis que la cellule entoure complètement le faisceau, Boll qu'elle ne la tapisse qu'à moitié, Renaut que les cellules s'étendent par leurs ailes sur les faisceaux conjonctifs voisins, leurs prolongements aliformes se perdant dans les interstices fasciculaires ou s'anastomosant avec ceux des cellules voisines.

Les organes tendineux très petits, comme les tendons filiformes de la queue du Rat, sont uniquement constitués par un faisceau de faisceaux conjonctifs ou tendineux primaires et par les cellules conjonctives ou ten-

dineuses placées entre ceux-ci. Ce sont des tendons élémentaires. Les gros organes tendineux, comme le tendon d'Achille, sont composés d'un certain nombre de tendons élémentaires, séparés et réunis à la fois par du tissu conjonctif lâche, dit *peritendineum* ou *peritenonium internum*, rassemblés à l'intérieur d'une gaine commune (*peritendineum* ou *peritenonium externum*) pour former le tendon total (fig. 550).

La constitution du tissu qui forme les ligaments fibreux est trop semblable à celle des tendons pour mériter une description spéciale.

Les aponévroses d'insertion musculaire ne sont que des tendons aplatis et étalés.

b) *Tissus aponévrotique et cornéen.* — Les *aponévroses* d'enveloppe qui

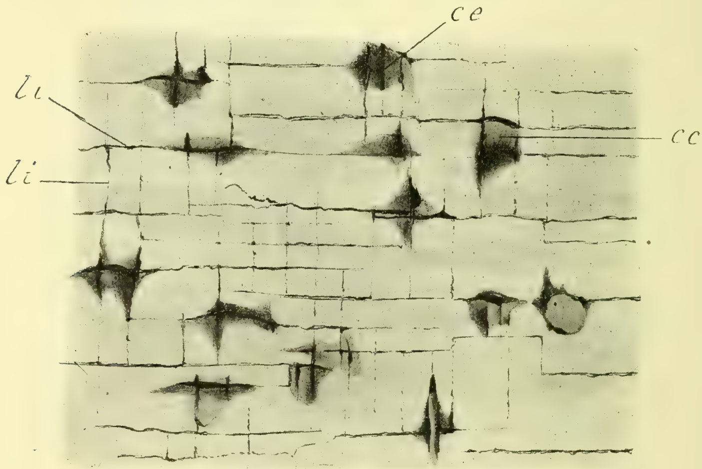


Fig. 552. — *Aponévrose fémorale de la Grenouille* (Rana esculenta L.).
cc, cellules conjonctives fixes. — *ce*, leurs crêtes d'empreinte. — *li*, *li*, lignes interstitielles marquant les limites des faisceaux conjonctifs. × 250.

entourent les muscles sont typiquement formées par un tissu conjonctif bitendu, c'est-à-dire dont les faisceaux conjonctifs sont orientés dans deux directions perpendiculaires entre elles. L'aponévrose fémorale de la Grenouille (fig. 552) en est le prototype, décrit par Ranvier. Les faisceaux conjonctifs y sont disposés suivant deux plans perpendiculaires entre eux ; par suite, les cellules conjonctives qui occupent leurs intervalles enverront des prolongements dans deux directions perpendiculaires entre les faisceaux du premier plan et entre ceux du second ; les crêtes d'empreinte seront aussi par conséquent les unes longitudinales, les autres transversales. On se fera une idée plastique de ce tissu en supposant de la cire molle comprimée entre les doigts croisés de la main gauche et de la main droite. Quand les aponévroses acquièrent une plus grande épaisseur, elles perdent le caractère de constitution schématique que nous venons d'indiquer et se composent de strates irrégulières où les éléments sont disposés en tous sens ; leur tissu, d'ordonné qu'il était, perd donc tout ordonnancement régulier.

On peut rapprocher du tissu des aponévroses typiques celui qui forme

le *derme* de la peau chez certains animaux. La figure 553 montre que, dans la peau des Cyclostomes, le derme se compose de couches superposées de faisceaux conjonctifs régulièrement parallèles entre eux. D'après RENAUT et KAPELKIN, d'une couche à l'autre, les faisceaux conjonctifs seraient croisés à angle droit, comme dans l'aponévrose fémorale de la Grenouille. C'est là un derme schématique ; mais, dans la plupart des cas, le derme, de même que les aponévroses périmusculaires, en devenant plus épais, perd toute régularité et cesse d'être un tissu conjonctif ordonné. RENAUT a indiqué que la cause de cette irrégularité acquise est dans la présence des vaisseaux sanguins, qui, pénétrant secondairement dans le derme, en ont disloqué les couches.

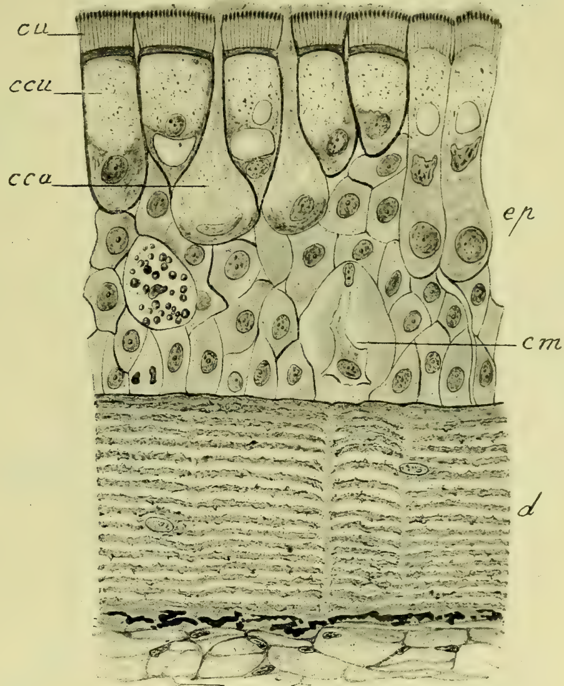


FIG. 553. — *Coupe de la peau d'une larve de* Petromyzon Planeri BL. (*longue de* 10 *centimètres*).

d, derme stratifié.— *ep*, épiderme. — *cu*, cuticule poreuse. — *ccu*, cellules cuticulaires. — *cca*, cellules caliciformes muqueuses. — *cm*, cellules en massue (*Kolbenzellen*). (Coupe prise au niveau de l'appareil branchial.) × 370.

Le *tissu de la cornée* transparente de l'œil vient tout naturellement se placer à la suite des précédents, auxquels il est très semblable, et dont il ne diffère que par des caractères adaptatifs dus à son rôle dans la vision. La cornée n'est en effet que de la peau et, comme le reste du tégument, se compose d'un épiderme et d'un derme. Celui-ci, qui seul doit nous occuper, est devenu, par adaptation, translucide comme du verre et incolore, privé qu'il est de vaisseaux sanguins. Le tissu conjonctif, qui est le derme de la cornée, le « tissu cornéen » ou « tissu propre de la cornée », ainsi qu'on l'appelle habituellement, est formé de cellules et de fibres conjonctives. Les fibres conjonctives ne sont pas réunies en faisceaux conjonctifs individualisés, entourés chacun d'une gaine propre. Mais elles sont disposées en lames superposées, les « lames de la cornée », dont chacune comprend deux lamelles, où les fibres conjonctives se croisent à angle droit, laissant entre elles, de distance en distance, des fentes linéaires croisées. RENAUT a proposé pour représenter cette disposition le modèle suivant : deux feuilles de papier collées l'une sur l'autre, finement réglées, fendues et fenêtrées çà et là selon le sens

de la réglure. Ces lames ne sont pas nécessairement isolées ; mais elles sont souvent réunies les unes aux autres par des lames anastomotiques, dites « de relèvement », qui par un trajet uniforme s'étendent d'une des lames principales à une autre ; ou bien encore, comme Ranvier l'a montré par exemple pour la Raie, toutes les lames sont rattachées ensemble par des « fibres suturales » qui traversent toute l'épaisseur du tissu propre de la cornée.

Entre les lames se trouvent des cellules, cellules fixes du tissu con-

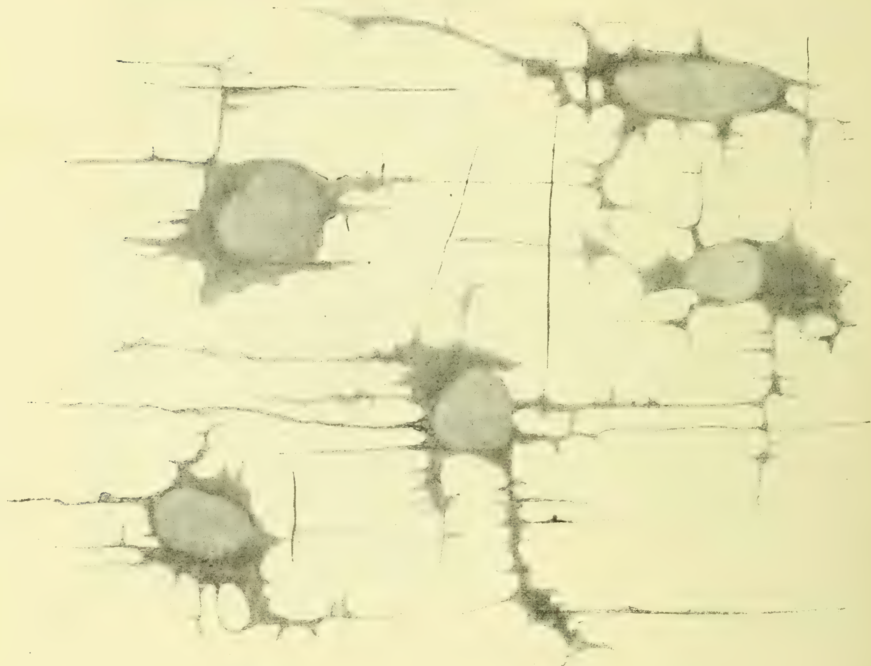


Fig. 554. — *Cellules fixes de la cornée de Grenouille* (Rana temporaria L.). Imprégnées par le chlorure d'or. × 500.

jonctif, ici appelées « cellules cornéennes ». Situées dans l'interstice de deux lames dont les fibres se croisent perpendiculairement, les cellules cornéennes présenteront, comme celles de l'aponévrose fémorale de Grenouille, des crêtes d'empreinte et des prolongements dirigés dans deux sens perpendiculaires. On reconnaîtra aisément ces caractères des cellules cornéennes sur des préparations telles que celle de la figure 554. Elle montre les cellules cornéennes, colorées, imprégnées positivement par le chlorure d'or; on voit que d'un corps cellulaire aplati, et de forme irrégulière, où le noyau est ménagé comme une tache plus claire, partent des prolongements principaux dirigés par exemple verticalement dans le dessin, et desquels émanent des prolongements secondaires orientés perpendiculairement aux précédents ; les expansions cellulaires en effet s'insinuent dans les fentes linéaires croisées à angle droit, creusées dans la substance conjonctive. On peut tracer par un autre procédé la forme des cellules cornéennes; on

colore, par une imprégnation au nitrate d'argent, la substance conjonctive intercellulaire (c'est-à-dire les lames cornéennes) qui devient brune, tandis que les cellules et leurs prolongements n'ont pas été colorés et se détachent en clair ; cette imprégnation négative des cellules permet très bien aussi de juger de leur forme. RANVIER a distingué, par ces procédés, deux types de cellules cornéennes : le type corpusculaire, qui est celui de la Grenouille, dans lequel les cellules ont la forme de corpuscules étoilés, dont les branches très étroites laissent entre elles de grands intervalles ; le type membraniforme (Rat, Homme), où les cellules émettent de larges expansions membraneuses, anastomosées avec celles des cellules voisines, et arrivent ainsi par leur soudure à figurer une lame protoplasmique et nucléée, presque continue.

III. TISSU CARTILAGINEUX

A. **Caractères physico-chimiques de la substance fondamentale du cartilage.** — Comme les véritables tissus conjonctifs, le tissu cartilagineux contient de la substance collagène et doit être rangé à la suite des tissus conjonctifs dans le groupe collagène. Mais il en diffère par la présence dans la substance fondamentale de matières cartilagineuses spéciales qui donnent au cartilage les propriétés physico-chimiques et morphologiques qui le caractérisent, en même temps qu'elles masquent plus ou moins complètement sa nature collagène.

La substance fondamentale du cartilage est donc, au point de vue chimique, un mélange, et il faut rayer du vocabulaire le nom de chondrigène, sous lequel on avait cru pouvoir décrire la substance cartilagineuse comme un corps unique correspondant au collagène. Le cartilage contient, d'après les travaux de MOROCHOWETZ et de MÖRNER, quatre corps chimiquement définis : le *chondromucoïde*, l'*acide chondroïtine sulfurique*, l'*albumoïde* et le *collagène*.

Le chondromucoïde est une substance blanche, amorphe, à caractère acide, insoluble dans l'eau, mais se dissolvant facilement dans les alcalis étendus, d'où il est reprécipité par les acides. Cette propriété est mise à profit pour son extraction. Le chondromucoïde présente les réactions colorées des albuminoïdes, et doit être considéré comme une protéide. Bouilli avec les alcalis ou les acides dilués, il se dédouble en alcalialbumines (ou acidalbumines), peptones, et *acide chondroïtine sulfurique*, caractéristique du cartilage. Cet acide chondroïtine sulfurique, ou chondroïtique, dont une certaine quantité existe aussi à l'état libre dans le cartilage (d'où on peut l'extraire par simple lavage à l'eau), est un éther sulfurique acide de composition relativement simple ($C^{18}A^{27}AzSO^{17}$) qui s'hydrolyse facilement en acide sulfurique et *chondroïtine* $C^{18}H^{27}AzO^{14}$. A son tour, la chondroïtine se dédouble facilement en acide acétique et en un corps particulier, la *chondrosine* $C^{12}H^{21}AzO^{11}$, voisine des sucres et douée d'un pouvoir réducteur considérable (SCHMIEDEBERG) : il est probable que la chondrosine est constituée par l'union d'une molécule d'acide glucuronique avec une molécule de glucosamine.

L'*albumoïde* est une matière qui possède les caractères réactionnels des albuminoïdes, mais présente une résistance particulière aux agents chimiques, qui la rapproche de la kératine. Il s'en distingue cependant par la solubilité dans le suc gastrique, et diffère de l'élastine par une plus forte teneur en soufre. L'albumoïde reste comme résidu après qu'on a extrait du cartilage l'acide chondroïtine sulfurique par l'eau, le chondromucoïde par les alcalis étendus, enfin le collagène en le transformant en gélatine à l'autoclave et lavant ensuite à l'eau. L'albumoïde est insoluble dans l'eau, très difficilement soluble dans les acides et les alcalis. D'après Mörner, le cartilage jeune ne contiendrait pas d'albumoïde.

Les divers composés chimiques énumérés plus haut et d'autres encore devront trouver une place, et au besoin une place distincte, dans la substance fondamentale. Cependant la substance fondamentale du cartilage a pour principal attribut son homogénéité au moins apparente, la compacité, son aspect au premier abord parfaitement amorphe. Le cartilage est en effet remarquable au point de vue physique par son aspect clair, hyalin, sa translucidité relative, sa couleur bleuâtre ; ce n'est que dans certains cas et sous l'action de certains réactifs qu'il devient opaque, porcelaine. La translucidité et la coloration bleuâtre du cartilage peuvent le faire distinguer des autres tissus, dès son début, chez l'embryon, où les noyaux cartilagineux tranchent sur le reste des tissus par leur aspect clair et semi-transparent. Malgré sa contexture très compacte, il se laisse pénétrer avec la plus grande facilité, et les liquides y diffusent très rapidement.

B. **Formation, constitution et évolution du cartilage.** — Le cartilage se différencie, comme les autres tissus de soutien, dans le mésenchyme embryonnaire. Nous avons indiqué déjà sous quelles influences déterminantes se produit le tissu cartilagineux de préférence à tout autre. C'est, d'après W. Roux, le frottement, le mouvement de clivage dans un sens parallèle à la surface, qui détermine la formation de cartilage; les pressions, les tractions entretiennent ensuite le tissu cartilagineux une fois formé. Sur les points où l'intensité du mouvement de clivage s'abaisse au-dessous d'un minimum variable suivant l'âge de l'individu et selon les régions, le cartilage se transforme. Là où règne une pression persistante, il se calcifie, tandis qu'au voisinage de la partie résistante, dans les points soustraits par elle à la pression et à la traction, la structure cartilagineuse disparaît. La formation du cal, à la suite de la fracture d'un os, fournit des preuves en faveur de l'intervention du frottement comme cause de production du tissu cartilagineux, quand les fragments frottent l'un sur l'autre, comme chez les animaux dont on n'a pas immobilisé les membres fracturés, et aussi exceptionnellement chez l'Homme (Volkmann, Kapsammer). On sait que des muscles peuvent exceptionnellement s'ossifier à la suite de certains processus inflammatoires (myosite ossifiante) ; or Rathcke, par l'analyse des conditions d'un cas clinique de myosite ossifiante, anormale, où du cartilage s'était produit et non de l'os, a trouvé que les conditions de frottement et de clivage nécessaires pour la production de tissus cartilagineux avaient été réalisées.

Le tissu cartilagineux, comme tout tissu mésenchymateux, est formé par les cellules et par la substance fondamentale. Les cellules, *cellules cartila-*

gineuses ou *chondroblastes*, produisent la *substance fondamentale*. Celle-ci renferme des *fibrilles collagènes*, noyées dans un *substratum de matière cartilagineuse, chimiquement complexe;* il peut s'y ajouter secondairement des *formations étrangères* (fibres élastiques et faisceaux conjonctifs).

Les cellules sont d'abord, dans les cartilages embryonnaires, très serrées les unes contre les autres, alors qu'elles n'ont encore produit que peu de substance fondamentale; puis, peu à peu, le dépôt de cette substance se faisant de plus en plus abondant, elles deviennent aussi de plus en plus clairsemées.

L'évolution du cartilage peut en rester à ce tout premier stade, où il n'est encore presque formé que de cellules; le *cartilage cellulaire*, que nous avons déjà cité parmi les parenchymes, se rencontre par exemple chez les



FIG. 555.— *Cartilage à stroma capsulaire chez une larve de* Petromyzon Planeri BL. (Ammocète). × 370.

Cyclostomes. Au début, les cellules cartilagineuses ont une forme irrégulière, anguleuse; elles prennent ensuite une forme plus régulière, arrondie ou polyédrique. Chez certains animaux et dans quelques localités, les cellules du cartilage définitif se distinguent par une forme étoilée ou même ramifiée; on a coutume de citer comme tels les éléments du cartilage des Mollusques Céphalopodes; KÖLLIKER a indiqué chez les Mammifères adultes eux-mêmes des cartilages où s'observe cette configuration étoilée des cellules.

Les cellules cartilagineuses sont d'abord en contact direct avec la substance fondamentale créée par elles ; mais d'ordinaire elles s'entourent plus tard d'une capsule spéciale, la *capsule cartilagineuse*, qui les sépare de la substance fondamentale du cartilage (fig. 556). Dès lors, la capsule enferme un espace, le *chondroplaste* ou *cavité cartilagineuse*, à l'intérieur duquel la cellule est contenue, entourée d'une lacune péricellulaire (fig. 556). La capsule ne manque pas aux cellules des cartilages purement cellulaires ; elle atteint chez les Cyclostomes une grande épaisseur, si bien que les capsules voisines en se touchant forment même une sorte de stroma fondamental (*cartilage à stroma capsulaire* de RENAUT) (fig. 555). On peut considérer la capsule comme la première couche de substance intercellulaire déposée par le chondroblaste, ou bien y voir une sorte d'exoplasma capsulaire, c'est-à-dire la couche superficielle du corps protoplasmique, modifiée chimiquement, différenciée et séparée du reste du corps cellulaire. Quelques auteurs

(LEYDIG, par ex.) ont cru voir que la capsule cartilagineuse était perforée et que par les trous sortaient des prolongements cellulaires qui allaient s'anastomoser avec ceux des cellules voisines ; mais cette disposition n'est pas généralement reconnue

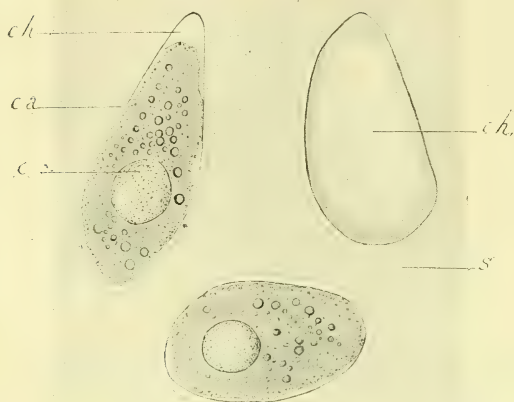


FIG. 556. — *Cartilage avec capsule et substance fondamentale (tête du fémur de la Grenouille).*

c, cellules. — *ch*, chondroplastes ou cavités cartilagineuses. A droite et en haut de la figure un chondroplaste vide, duquel la cellule a été enlevée par la coupe.— *ca*, capsule. — *s*, substance fondamentale. × 370.

Les cellules sont d'abord isolées, contenues chacune dans une capsule qui leur est propre. Mais ces cellules sont aptes à se diviser et à produire des cellules-filles, de telle sorte qu'au lieu d'une cellule on en trouvera au même endroit plusieurs formant un groupe de même origine (*groupe isogénique* de RENAUT, fig. 557). On comprend que la forme de ces groupes isogéniques dépendra de la direction des plans de division de la cellule-mère et des cellules qui lui succèdent. Si les divisions cellulaires se font dans des directions variées, et que les plans de division soient orientés d'une façon quelconque, on obtient un massif cellulaire à peu près isodiamétrique où les cellules composantes sont disposées en couronnes (« groupes coronaires simples et composés » de RENAUT) (fig. 557, A). Lorsqu'au contraire les plans de division sont parallèles les uns aux autres, il en résulte une série longitudinale de cellules (« groupes axiaux ou longitudinaux » de RENAUT) (fig. 557, B). Comme maintenant ce sont les cellules cartilagineuses qui produisent la substance fondamentale, le

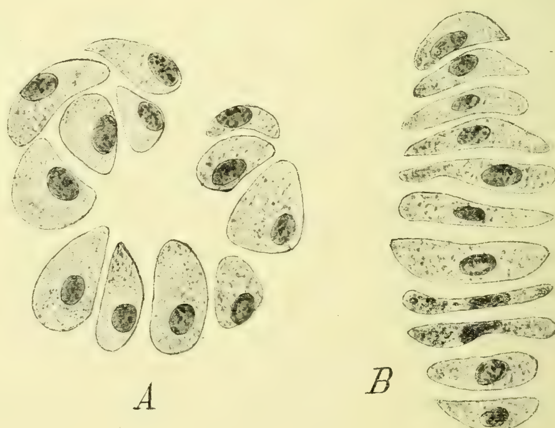


FIG. 557. — *Groupes isogéniques coronaires et axiaux.*

A, groupe coronaire pris dans un cartilage costal du Lapin. — B, groupe axial ou longitudinal pris dans le cartilage de conjugaison d'un jeune Rat. × 370.

dépôt de substance cartilagineuse reproduira la forme du groupe des cellules qui lui ont donné naissance. Comme le cartilage enfin n'est formé que de cellules et de substance fondamentale, sa configuration générale dépendra en dernier ressort de la direction des plans de division cellulaire et de la forme des groupes isogéniques. C'est pourquoi la connaissance de ces groupes est d'une certaine importance. Dans un cartilage où les groupes isogéniques ont une forme arrondie, coronaire, l'accroissement du cartilage se fera en tous sens et l'organe définitif aura, lui aussi, une forme arrondie ou polyédrique. C'est le cas des cartilages desquels dériveront plus tard les os courts, tels que ceux du carpe ou du tarse, et les épiphyses des os longs. Si, au contraire, les cellules se disposent en groupes isogéniques longitudinaux, le cartilage s'accroîtra dans le sens même de ces groupes. C'est ainsi que les os longs (fémur, tibia, etc.), s'allongent par le dépôt de nouvelles couches de cartilage se superposant les unes aux autres dans la région dite « cartilage de conjugaison » qui est intermédiaire à l'épiphyse et à la diaphyse ; dans ce cartilage de conjugaison les cellules se disposent en effet en séries longitudinales ou groupes isogéniques longitudinaux (cartilage dit « sérié »). De la formation des groupes isogéniques résulte la disposition suivante. Comme les cellules-filles nouvellement formées s'entourent chacune d'une capsule propre, et que la capsule de la cellule-mère peut continuer d'envelopper le groupe isogénique tout entier, il en résulte des capsules-filles ou secondaires incluses dans les capsules-mères primaires, ce qui donne lieu à des images parfois très compliquées.

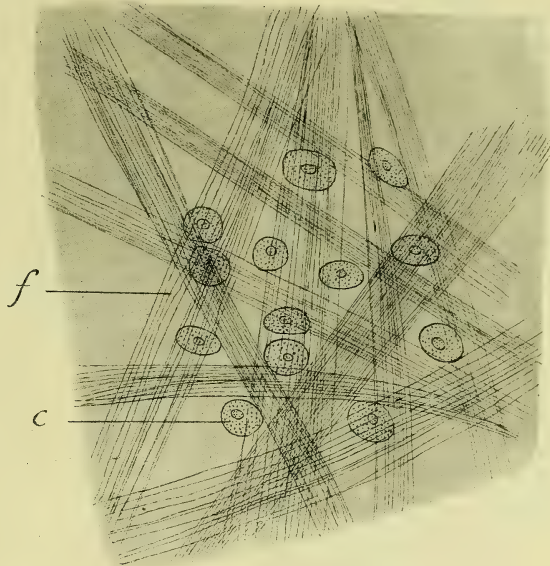


Fig. 558. — *Fibrilles de la substance fondamentale du cartilage hyalin.* Coupe du cartilage de l'épiphyse inférieure du tibio-tarse chez le Canard. *c*, cellules. — *f*, faisceaux de fibrilles. D'après van der Stricht.

Dans tout cartilage, lors même que sa substance fondamentale paraît parfaitement homogène, on peut déceler dans cette substance l'*existence de fibrilles* collagènes, par l'emploi de certains réactifs (trypsine, eau de baryte, permanganate de potasse) qui ménagent la substance collagène (Tillmanns). Il résulte des recherches de Tillmanns, van der Stricht, Hammar, Hansen, que les fibrilles collagènes sont isolées ou disposées en faisceaux n'ayant, le plus souvent, aucune relation particulière avec les cellules cartilagineuses ;

ces fibrilles (ou ces faisceaux) sont parallèles ou entrecroisées (fig. 558). Entre elles est déposée la substance cartilagineuse propre (substance interfibrillaire et interfasciculaire), qui est homogène, qui à l'état frais a la même réfringence que les fibrilles, d'où résulte que ces derniers ne sont pas visibles directement, et que pour les mettre en évidence il est besoin de réactifs qui les respectent tout en altérant la composition de la substance cartilagineuse. Plusieurs auteurs ont décrit comme fibrilles des formations diverses qui ne sont que des pseudo-fibrilles, ou même de purs artefacts.

La substance cartilagineuse propre, qui renferme les espèces chimiques citées plus haut, est remarquable au point de vue morphologique par son homogénéité, et par sa colorabilité. Elle offre en effet, vis-à-vis des couleurs d'aniline, les réactions d'une matière basophile et n'est pas sans analogie, à ce point de vue, avec la mucine, de laquelle on l'a rapprochée. Ce n'est là d'ailleurs qu'une réaction globale et sans précision de la matière fondamentale cartilagineuse ; les véritables réactions sont celles des substances chimiques diverses (albumoïde, chondroïque et autres) dont elle se compose.

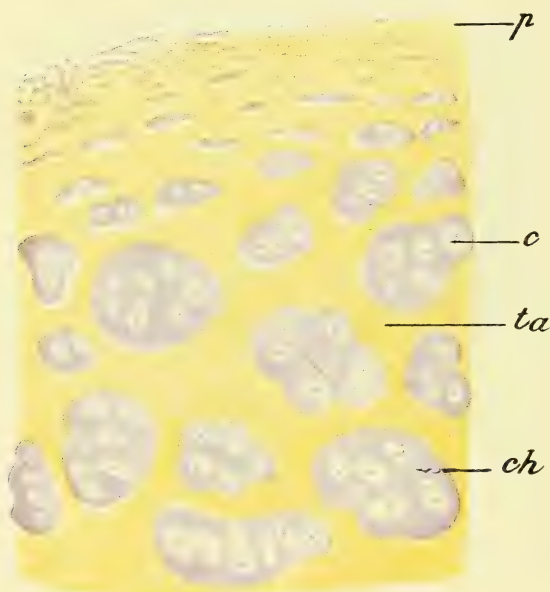


Fig. 559. — Chondrinballen *et travées d'albumoïde dans le cartilage thyroïde du Bœuf.*

c, cellules cartilagineuses. — *t,a*, travées de substance albumoïde. — *ch*, *Chondrinballen*. — *p*, périchondre indiquant le bord du cartilage.

On a constaté (Mörner, Wolters, etc.) que dans les cartilages adultes, par l'emploi de colorations combinées, on différencie deux sortes de substances, différemment disposées. L'une se présente sous la forme d'auréoles ou de sphères entourant les cellules ou les groupes isogéniques qui en dérivent (*Chondrinballen*) (fig. 559) ; ces sphères, qui ont une existence réelle, (car on peut les isoler, par exemple par macération dans l'acide chromique) sont formées de chondromucoïde et d'acide chondroïtique. L'autre substance est disposée sous forme de travées qui courent entre les « globules chondroïques » ; cette « matière interglobaire » (Terrazas) est formée d'albumoïde. Si l'existence de ces deux substances est reconnue par tous dans le cartilage définitif, on n'est pas d'accord sur l'époque de leur apparition. Selon Mörner, les globules chondroïques préexistent à la matière albumoïde interglobaire et existent seuls chez le fœtus, et la matière interglobaire résulte de la fusion et de la modification secondaire des globes de chondroïne. D'après Kölliker, Terrazas, etc., ce sont, au contraire, les

travées d'albumoïde qui apparaissent les premières, les globes chondroïques faisant défaut dans le cartilage fœtal. Quoi qu'il en soit, la superposition autour de la cellule cartilagineuse de trois couches de substance chimiquement distincte, toutes trois formées par elle, savoir la capsule, la sphère chondroïque et la travée d'albumoïde, atteste la puissance formatrice du chondroblaste en même temps que la variété de sa production ; celle-ci paraîtra bien plus grande encore si l'on ajoute à la liste des substances formées par les fibrilles collagènes, qui en dernière analyse ont leur origine directe ou indirecte dans la cellule cartilagineuse.

Telle est la constitution de la substance fondamentale dans le cartilage adulte. On s'est fait deux idées différentes sur son mode d'apparition. Max Schultze et d'autres ont admis qu'elle se dépose autour de chaque cellule sous forme de globes, et que de la confluence de ces globes résulte la masse fondamentale définitive. Pour d'autres auteurs, la substance intercellulaire apparaît sous forme de travées entre les cellules ; Retterer, qui se représente le cartilage embryonnaire comme une masse protoplasmique semée de noyaux, comme un syncytium, a vu la substance débuter par des traînées qui courent dans la masse protoplasmique entre les noyaux du syncytium, si bien que le cartilage ressemble alors à un épithélium polyédrique dont les lignes intercellulaires cimentantes seraient formées par la substance fondamentale. Ces deux manières de voir sur la genèse de la substance cartilagineuse sont, on le voit, assez exactement parallèles à celles qu'on s'est faites sur la disposition de l'état adulte.

D'après ces considérations, on a pu concevoir de deux façons différentes la constitution théorique du cartilage. Les uns se sont représenté ce tissu comme formé d'une pluralité de « territoires cellulaires » (p. 39), contenant chacun autour de la cellule matrice la capsule, le globe chondroïque et la moitié adjacente du réseau d'albumoïde. Pour les autres, la conception de territoires cellulaires dans le cartilage est tout à fait illusoire, sinon erronée ; en réalité le cartilage peut être considéré comme une espèce de syncytium avec ectoplasma commun aux divers composants et transformé en substance fondamentale.

Il y a dans l'évolution ontogénique des cartilages plusieurs périodes à distinguer. D'abord, c'est la période des *cartilages embryonnaires* ; ils forment dans les diverses régions du corps autant de modèles cartilagineux des pièces squelettiques définitives. De là un squelette cartilagineux qui précède un squelette osseux, et que, par certaines méthodes de macération (dans la potasse, par exemple) on peut préparer en entier, comme O. Schultze l'a fait. Puis les cartilages embryonnaires éprouvent une destinée variable ; les uns s'ossifient, et c'est le plus grand nombre ; les autres demeurent à l'état de cartilages qui acquièrent les caractères du tissu adulte. Il en résulte un squelette cartilagineux embryonnaire, puisque la plupart de ses organes constituants sont devenus des os, d'importance et d'étendue variables selon les Vertébrés ; plus étendu chez les Batraciens que chez les Mammifères, puisque chez eux l'omoplate, le sternum, demeurent indéfiniment cartilagineux ; plus étendu encore chez les Sélaciens ou Poissons cartilagineux, dont la charpente squelettique n'est faite que de pièces cartilagineuses. Dans une dernière période, qu'on peut considérer comme

involutive, les cartilages qui ont échappé à la transformation osseuse subissent des modifications diverses.

Telle est l'esquisse organogénique du système cartilagineux. On a résumé de diverses façons le développement histogénique du tissu cartilagineux. Voici l'un de ces résumés, emprunté à SPULER, qui distingue dans l'histogenèse du cartilage aussi bien que du tissu osseux quatre stades

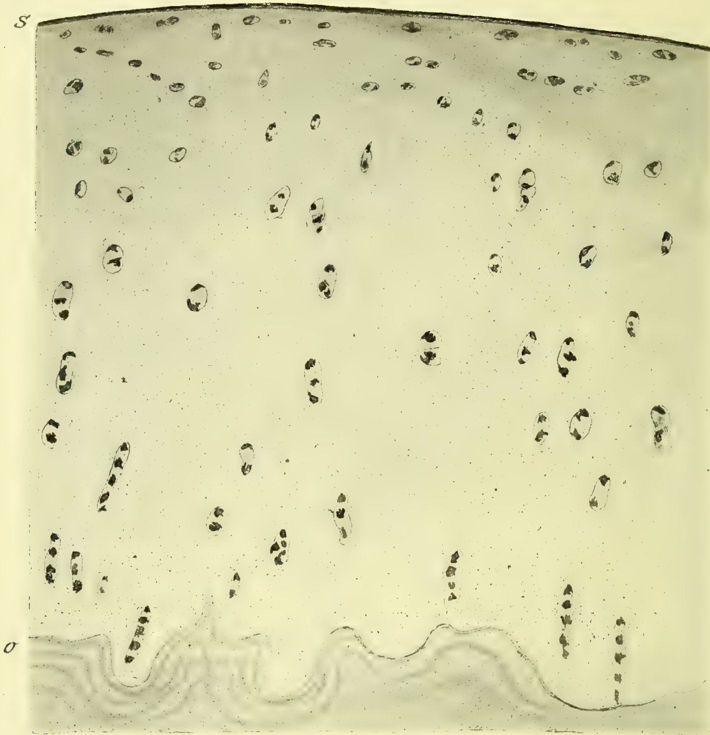


FIG. 560. — *Cartilage hyalin* (cartilage articulaire de l'Homme).
Coupe verticale perpendiculaire à la surface articulaire *s*. — *o*, os sous-jacent au cartilage. × 125.

successifs : le stade cellulaire, où le tissu n'est formé que de cellules étoilées en connexion les unes avec les autres (cartilage cellulaire) ; puis le stade de dépôt des fibrilles collagènes ; en troisième lieu, le stade de cartilagénéisation de la substance fondamentale ; enfin, celui où les fibrilles disparaissent et où la substance fondamentale devient parfaitement homogène. A ce dernier stade, qui correspond à l'état adulte, il faudrait, pour être complet, ajouter la période de transformation involutive et de sénescence du cartilage.

C. **Variétés de cartilage (hyalin, fibreux, élastique).** — Outre le cartilage cellulaire et la variété à stroma capsulaire, on distingue chez les Vertébrés trois espèces principales de cartilage, les *cartilages hyalin*, *fibreux* ou *fibro-cartilage*, et *élastique* ou *réticulé*, auxquels on peut ajouter *le cartilage calcifié*, qui n'est qu'un produit de transformation du cartilage hyalin.

La description que nous avons donnée plus haut du cartilage en général

s'applique spécialement au *cartilage hyalin*, dont la substance fondamentale est uniquement formée de fibrilles collagènes noyées dans la matière cartilagineuse. Tous les cartilages, à une époque quelconque de leur développement, passent par cette forme, qui persiste en outre chez un grand nombre d'entre eux, les cartilages du squelette chez les Sélaciens et les Batraciens, les cartilages costaux et articulaires chez les Vertébrés supérieurs, etc. (fig. 560). La substance fondamentale de ce cartilage subit normalement avec l'âge des modifications assez profondes. La « dégénérescence amiantique », la calcification, l'ossification vraie sont surtout à citer. Par la dégénérescence amiantique il se forme dans la substance fondamentale des fibres qui ne sont ni collagènes, ni élastiques (fibres amiantiques), de la présence desquelles résulte la dissociation et le clivage du cartilage ; on l'observe dans les cartilages articulaires chez beaucoup d'individus, dans les cartilages costaux du vieillard, et dans les cartilages du larynx même dès l'âge de vingt ans. La « calcification » ou « infiltration calcaire » de la substance fondamentale, se produit fréquemment aussi. Enfin, à un âge plus ou moins avancé, presque tous les cartilages subissent une « ossification » vraie qui transforme leur tissu en tissu osseux, ainsi qu'on le sait bien, surtout pour ceux du larynx et de la trachée.

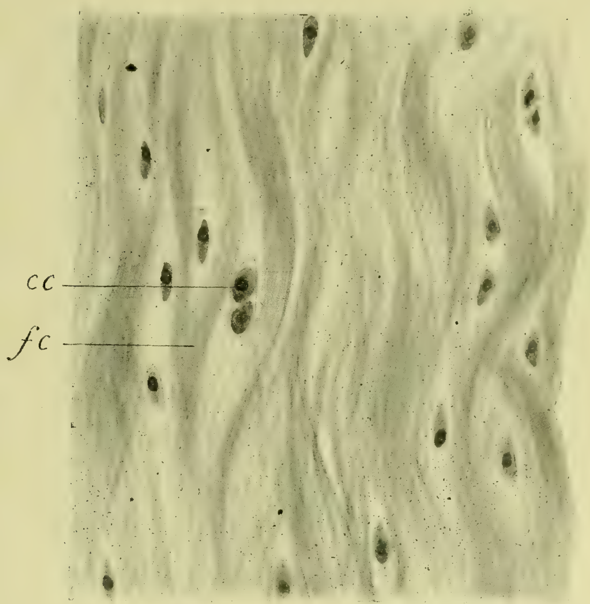


FIG. 561. — *Cartilage fibreux ou fibro-cartilage* (disque intervertébral du Veau).
c,c, cellules cartilagineuses. — *fc*, faisceaux conjonctifs. × 250.

Le *cartilage fibreux* ou *fibro-cartilage* est caractérisé par la présence dans la substance fondamentale de véritables faisceaux conjonctifs surajoutés à la structure du cartilage hyalin (fig. 561). On le trouve en général dans les endroits où des tendons s'insèrent sur des pièces cartilagineuses ; il y a pénétration réciproque des deux tissus. Par exemple dans l'attache du tendon d'Achille sur le calcanéum, on distingue plusieurs zones : le tendon d'abord ; puis une zone cartilaginiforme, où les cellules deviennent globuleuses ; enfin, le cartilage vrai, où elles s'entourent d'une capsule ; les cellules cartilagineuses remontent dans le tendon, tandis que les faisceaux conjonctifs du tendon pénètrent dans le cartilage en s'épanouissant en éventail. Le mélange des deux tissus est complet dans les fibro-cartilages tels que les

disques intervertébraux, les ménisques articulaires, les bourrelets glénoïdiens, le ligament rond de l'articulation coxo-fémorale, etc.

Quant au *cartilage élastique* ou *réticulé*, il doit son nom à la présence, dans la substance fondamentale, d'un réseau élastique qui le parcourt d'outre en outre (fig. 562). Au début, ce cartilage est hyalin ; puis il s'y développe des grains, des fibres ou même des lames élastiques de plus en plus abondantes, qui se substituent toujours plus complètement à la substance fondamentale primitive ; la capsule peut finir par persister seule. Sont élastiques, chez l'Homme, les cartilages de l'oreille et de la trompe d'Eustache, l'épiglotte et les cartilages aryténoïdes.

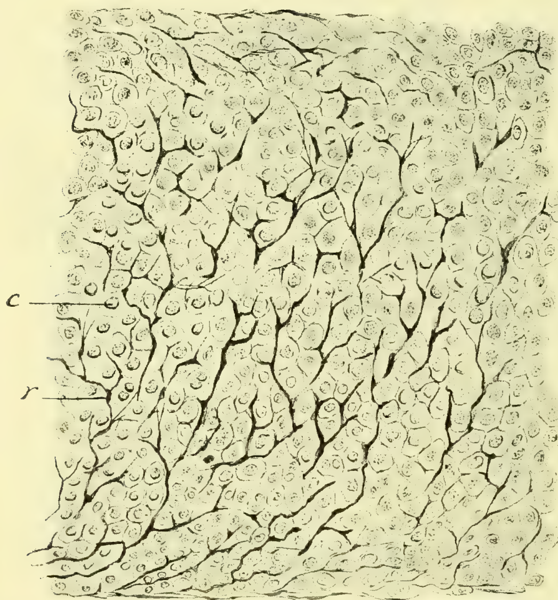


Fig. 562. — *Cartilage élastique ou réticulé du conduit auditif externe du Chat.*

c, cellules cartilagineuses. — r, réseau élastique. × 250.

D. Voies nutritives du cartilage. — Les voies nutritives d'un tissu quelconque se décomposent en plusieurs catégories : les vaisseaux sanguins, les vaisseaux lymphatiques, les fentes ou lacunes interstitielles ménagées entre les éléments du tissu. Le cartilage possède-t-il ces diverses voies? Les cartilages jeunes et certains organes cartilagineux de l'adulte sont, il est vrai, pourvus de vaisseaux sanguins. Mais ce sont là, en somme, des cas exceptionnels, et l'on peut dire que le cartilage n'est pas vasculaire. Malgré l'absence des vaisseaux, les liquides nourriciers et autres cheminent cependant avec la plus grande facilité dans les cartilages ; aucun tissu ne s'imbibe plus facilement, n'est plus praticable aux liquides que le tissu cartilagineux.

Les véritables trajets, pour la circulation des liquides et particulièrement des sucs nutritifs, sont des lacunes interstitielles.

Le cartilage étant un tissu de substance conjonctive, les idées variées qu'on s'est faites sur la nature de ses voies nutritives sont la reproduction de celles qu'on a défendues sur les chemins nutritifs dans les tissus conjonctifs en général. En premier lieu, si les cellules cartilagineuses s'anastomosent entre elles par leurs prolongements, comme on l'a admis pour ces éléments, ainsi que pour toutes les cellules mésenchymateuses d'une façon générale, ces prolongements, fussent-ils pleins, pourront servir de voies conductrices des liquides (Heitzmann). Pour d'autres auteurs, tels que Tillmanns, Zuckerkandl, ce sont les fibrilles collagènes elles-mêmes qui servent de chemin

aux sucs nourriciers. D'autres observateurs, enfin, ont admis l'existence de canaux ou de trajets de substance plus molle. Budge, Nykamp, Arnold, en injectant des liquides colorés tels que du bitume ou du bleu de Prusse dans les vaisseaux sanguins, ou en remplissant sous pression des cavités articulaires avec ces liquides, ou en poussant dans l'épaisseur même du cartilage une injection interstitielle, ont produit dans la substance du cartilage des traînées de bitume ou de bleu de Prusse, qui dessinent, selon eux, des canaux nourriciers préformés. Il n'y a pas cependant de vrais canaux, selon M. Flesch, van der Stricht, Kölliker, mais seulement des voies de prédilection suivies par les liquides ; c'est le ciment ou substance interfibrillaire qui formerait ces voies nutritives.

IV. Tissus collagènes calcifiés

A. **Caractères généraux et classification des tissus collagènes calcifiés.** — Les tissus collagènes dont il nous reste à parler se distinguent de tous les précédents par la *calcification de la substance fondamentale* ; ce sont des *tissus collagènes calcifiés*. Les os, les cornes des Ruminants, les écailles des Poissons, les dents sont les principaux organes formés de tissus calcifiés. Tous ces organes ont un caractère macroscopique commun, leur dureté, qu'ils doivent à l'infiltration calcaire de leur substance. Si l'on traite un os par un acide, on décalcifie cette substance fondamentale, et il ne subsiste qu'une matière organique osséigène, molle et flexible, donnant par la coction une espèce de gélatine, l'osséine. Par la calcination, on détruit les substances organiques qui constituent l'os et il ne reste que le dépôt minéral, formant une masse légère et spongieuse qui reproduit tous les détails de texture de l'os.

Il faut avoir soin de séparer de la classe des tissus collagènes calcifiés les polypiers des Zoanthaires et des Madréporaires, les formations calcaires des Invertébrés, telles que les spicules et plaques calcaires de toutes sortes des Echinodermes, les spicules des Nudibranches et Pleurobranches, et même les rayons de nageoire des Poissons osseux. Ces diverses productions histologiques ne sont pas nées de la transformation d'un tissu mésenchymateux. Nous avons indiqué déjà comment elles prennent naissance. Les unes, comme les spicules des Eponges, les corpuscules en biscuit des Synaptes, les spicules des Mollusques Nudibranches et aussi les rayons de nageoire des Poissons osseux sont d'origine cellulaire et sont dues à la transformation totale ou partielle de cellules particulières, dites *scléroblastes*. Les autres, telles que les formations calcaires des Echinodermes, les polypiers, sont des dépôts extracellulaires des scléroblastes.

Dans tous les tissus collagènes calcifiés, la calcification est le résultat d'un dépôt de substance calcaire dans la substance fondamentale collagène préexistante. Des cellules mésenchymateuses spéciales, qui portent des noms différents (*ostéoblastes*, *odontoblastes*) suivant les organes où elles se trouvent, mais qu'on peut réunir sous la dénomination commune de *scléroblastes calcigènes*, interviennent, d'une façon quelconque, dans cette calcification. Ici, comme pour tous les tissus collagènes, nous nous trouvons en présence de deux manières de voir différentes quant au mode de formation

de la substance fondamentale calcaire. Le plus grand nombre des auteurs ont considéré celle-ci comme une sorte de dépôt sécrété par la cellule formatrice, par le scléroblaste.

Quelques histologistes seulement, comme Retterer, ont admis que cette substance est le produit de la transformation d'une couche périphérique de la cellule. Quoi qu'il en soit du rôle précis joué par la cellule dans l'élaboration de la substance fondamentale calcaire, la calcification n'étant qu'un phénomène secondaire, nous aurons toujours à distinguer deux grandes périodes dans l'évolution d'un tissu collagène calcifié et de l'organe, dent, os, écaille, qui en est formé. C'est d'abord le stade de l'ébauche molle ; dans une dent, par exemple, le germe de l'ivoire sera d'abord mou. Puis viendra le stade de calcification ; le germe de l'ivoire deviendra dur en se calcifiant.

Quelque idée qu'on se fasse aussi de l'intervention de la cellule dans le genèse de la substance fondamentale, à l'état définitif les rapports des cellules formatrices avec la substance produite ne sont pas toujours les mêmes, et à cet égard on pourra distinguer plusieurs sortes de tissus collagènes calcifiés.

Dans les uns, tels que l' « os » véritable, la substance fondamentale entoure de toutes parts les cellules qui l'ont produite ; ailleurs, les cellules demeurent totalement en dehors de la substance fondamentale, qui paraît alors vide de cellules (« substance ostéoïde ») ; dans le cas intermédiaire réalisé par l' « ivoire » ou « dentine », la substance fondamentale n'enferme qu'un prolongement de la cellule formatrice dont le corps principal lui demeure extérieur. Ce rapport pourrait être un élément de classification pour les tissus collagènes calcifiés.

On pourrait encore classer ces tissus en se plaçant à un autre point de vue, selon que l'épithélium tégumentaire intervient dans leur formation ou y est entièrement étranger. Voici par exemple un os, tel que le tibia, se développant en plein mésenchyme ; il est difficile d'admettre qu'un épithélium quelconque prenne part à sa formation, et il paraît bien réellement provenir seulement de l'ossification du mésenchyme. Voilà maintenant une écaille de Poisson ou une dent ; dans ce cas, l'ébauche mésenchymateuse de cette écaille ou de l'ivoire de cette dent, cette ébauche qui doit subir un processus d'ossification ou d'éburnation pour devenir le tissu osseux ou l'ivoire définitifs, a des rapports étroits avec l'épithélium tégumentaire ou avec des organes épithéliaux, tels que l'organe de l'émail, qui en dérivent. Klaatsch, en examinant de près ces rapports, a cru constater, comme nous l'avons déjà dit (p. 615), que les éléments formateurs du tissu mésenchymateux de soutien, les scléroblastes, comme il les nomme, proviennent des cellules de l'organe épithélial voisin. La plupart des auteurs, au lieu de cette relation génétique, se sont contentés de constater le rapport de voisinage des deux parties, et de dire que l'organe épithélial formait comme un moule à l'abri et selon le modèle duquel se développait et s'organisait l'ébauche mésenchymateuse. D'après cela, on pourrait distinguer les tissus calcifiés et les organes correspondants en deux groupes : ceux qui, comme les os du squelette intérieur, sont indépendants de tout organe épithélial ; ceux qui, comme les dents, les os tégumentaires ou dermiques, les écailles, se développent à l'abri et peut-être aux dépens des épithéliums voisins. Rappelons qu'en

parlant des organes lymphoïdes nous avions été amenés à distinguer parallèlement les ganglions lymphatiques, qui se forment loin de tout épithélium et les organes lymphoïdes annexés au tube digestif, qui ont pour ainsi dire une maquette épithéliale.

Enfin, une dernière distinction est possible parmi les tissus collagènes calcifiés. Parce que la calcification est un phénomène secondaire, ces tissus doivent de toute nécessité succéder à d'autres, qui sont mous. Or, ces tissus précurseurs, qui précèdent le tissu calcifié définitif, peuvent être soit le mésenchyme embryonnaire, encore indifférent, soit un tissu différencié déjà, tel que le cartilage. Dans le premier cas, le tissu définitif sera le résultat de la transformation pure et simple et de la différenciation du mésenchyme plus ou moins indifférent; il y aura métaplasie, c'est-à-dire changement; l'ivoire des dents, un certain nombre d'os se forment par ce procédé. Ou bien le tissu différencié, le cartilage, sera remplacé par le tissu calcifié, l'os par exemple, qui l'envahira et se substituera à lui ; il y aura néoplasie, c'est-à-dire formation nouvelle ; un grand nombre d'os sont dus à ce second mode de production. La question des processus néoplastique et métaplastique reviendra plus loin, à propos du tissu osseux, et sera alors mieux comprise.

B. **Tissu osseux. L'os.** — Le tissu osseux, à l'état adulte, se compose habituellement de cellules osseuses et d'une substance fondamentale.

a) *Substance fondamentale du tissu osseux.* — Les cellules osseuses, entourées de toutes parts par la substance fondamentale, n'offrent par elles-mêmes rien de bien caractéristique. C'est la substance fondamentale, qui, bien que dérivée des cellules, doit être étudiée la première.

La substance fondamentale du tissu osseux est constituée essentiellement par une matière collagène, que l'on peut isoler en faisant macérer l'os dans les acides étendus pour enlever les sels alcalino-terreux qui l'incrustent : il reste un corps translucide, mou, flexible, qui a conservé la forme de l'os. Bien qu'on ait donné à cette matière le nom d'*osséine*, il est presque certain qu'elle est entièrement identique au collagène des autres tissus conjonctifs : c'est elle d'ailleurs qui sert couramment à la préparation de la gélatine, dont le collagène est, comme on le sait, l'anhydride. Ce qui donne au collagène osseux son caractère spécial, c'est qu'il est incrusté, par voie de simple mélange ou peut-être même de combinaison, d'une grande quantité de sels alcalino-terreux. Pour 15-30 p. 100 d'osséine, le tissu osseux frais renferme de 29-57 p. 100 de matières minérales, qu'on peut considérer comme du phosphate tricalcique, où 2-3 p. 100 du calcium seraient remplacés par du magnésium, du potassium et du sodium, et où 4-6 p. 100 de l'acide phosphorique seraient remplacés par de l'acide carbonique, du chlore et du fluore. Ce sont ces matières minérales, dures et insolubles dans l'eau, qui donnent au tissu osseux sa rigidité particulière.

b) *Architecture du tissu osseux.* — On peut étudier successivement l'architecture, la texture et la structure de la substance fondamentale des os.

L'architecture des os doit ses caractères variables aux différences que présentent par la forme et par les dimensions les cavités dont l'os est creusé.

Sauf dans le cas de la substance ostéoïde, toute substance osseuse apparaît à un faible grossissement creusée de petites cavités, visibles surtout sur les os desséchés et réduits en lames minces, ou sur les os naturellement

membraneux, comme l'opercule des Poissons osseux. Ces cavités, qui, sur l'os frais, renfermaient les cellules osseuses, s'appellent *corpuscules osseux*, *lacunes osseuses*, *ostéoplastes* (fig. 563). Si, par certains artifices, on les remplit d'air, ou qu'on les injecte avec un liquide coloré, puis qu'on les examine avec un objectif plus fort, on voit que les corpuscules osseux émettent de toutes parts des prolongements canaliculés très fins, simples ou ramifiés, remplis comme eux d'air ou de liquide, qu'on appelle *canalicules osseux* (fig. 563). Il en résulte que le corpuscule osseux dans son ensemble, avec les canalicules qui en dépendent, a une forme ramifiée et étoilée. Par leurs canalicules, les corpuscules osseux s'anastomosent fréquemment entre eux. La forme des corpuscules osseux, l'étendue, la direction et le nombre de leurs canalicules varient passablement suivant les os. En général, les corpuscules osseux ont une forme lenticulaire plus ou moins aplatie ; des bords et surtout des faces du corpuscule partent de nombreux canalicules fins et allongés, ramifiés, figurant un chevelu abondant (fig. 564).

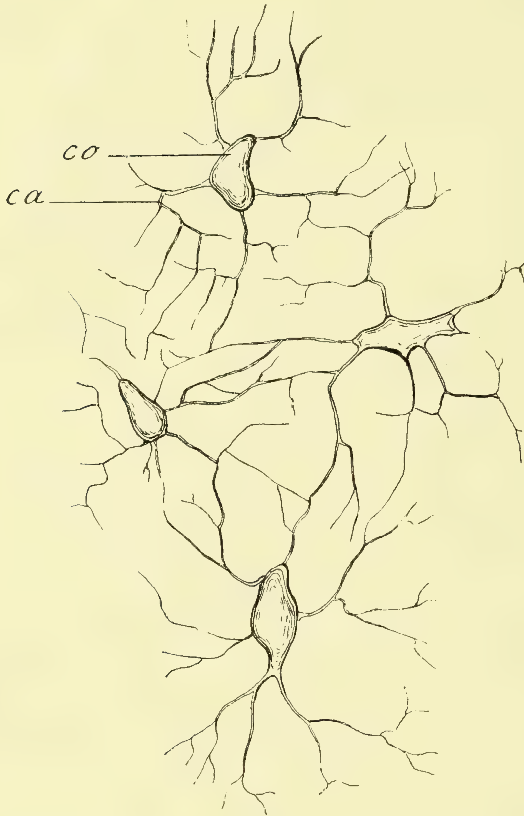


Fig. 563. — *Opercule osseux de* Carassius auratus.
co, corpuscules osseux. — *ca*, canalicules osseux. × 330.

Outre les corpuscules osseux et leurs canalicules, la substance osseuse est creusée de cavités beaucoup plus spacieuses appelées *canaux* ou *espaces médullaires* ou *vasculaires*, parce qu'elles logent ce tissu mésenchymateux spécial, la « moelle des os », dont il a été question à propos des organes hématopoiétiques, et que c'est dans ces cavités que cheminent les vaisseaux nourriciers de l'os. Ces cavités font défaut dans quelques os très minces, comme par exemple dans certaines parties de l'unguis, du palatin, dans la lame membraneuse de l'ethmoïde chez l'Homme. On peut distinguer deux sortes d'espaces médullaires : les *canaux* de Havers (fig. 564, *c* H) et les *espaces médullaires proprement dits*. Les premiers ont la forme de canaux cylindriques, réguliers, assez étroits, anastomosés les uns avec les autres en un réseau. Les autres sont des espaces de forme irrégulière, larges, ouverts les uns dans les autres. Par suite, les os à canaux de Havers auront

une densité plus grande et seront de contexture bien plus compacte que ceux qui sont creusés d'espaces médullaires. De là deux substances osseuses : la *substance compacte*, avec canaux de Havers ; la *substance spongieuse* ou aréolaire, avec espaces médullaires. Habituellement, dans un même organe

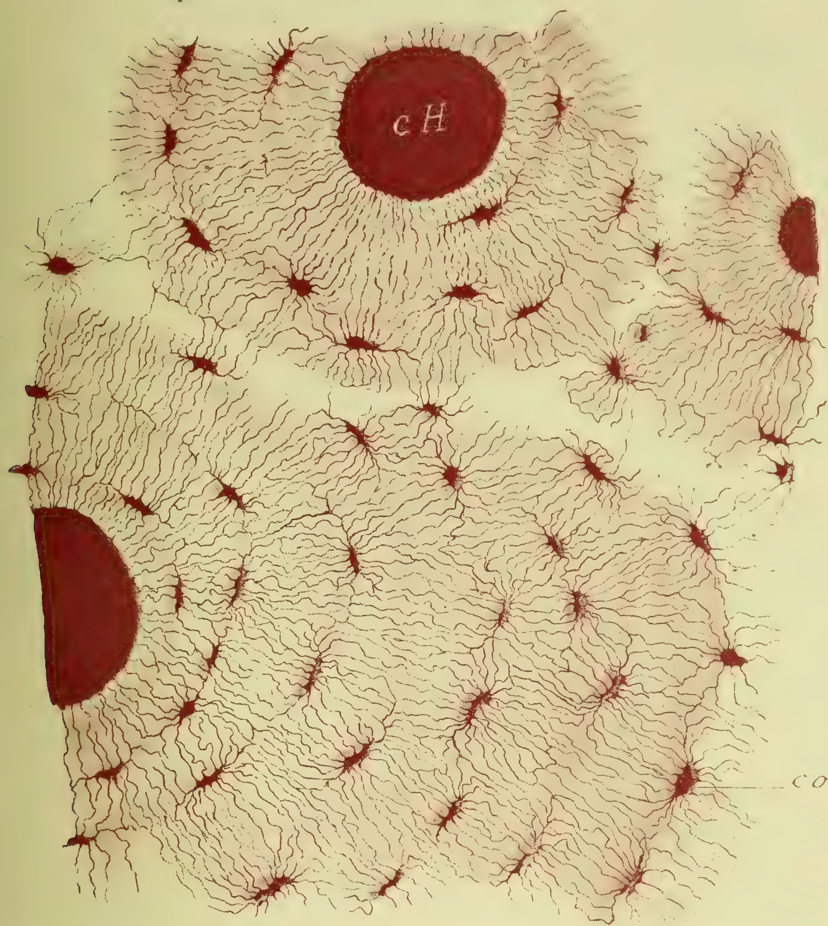


Fig. 564. — *Portion de la diaphyse d'un os long, en coupe transversale, après remplissage de toutes les cavités osseuses par un liquide coloré.*

Procédé Ranvier-Zimmermann. Trois systèmes de Havers partiellement figurés. cH, canal de Havers. — *co*, corpuscules osseux avec leurs canalicules. × 250.

osseux, dans un même os, on trouve les deux sortes de substances ; ainsi les os courts et les épiphyses des os longs offrent une écorce de substance compacte et une masse intérieure spongieuse ; les os plats sont formés d'une lame axiale de substance spongieuse, dite « diploé », et de deux « tables » superficielles de substance compacte. Dans les os longs adultes, la diaphyse est entièrement compacte.

La forme et la direction des travées de substance osseuse interposées à ces espaces médullaires sont subordonnées actuellement à celles de ces espaces eux-mêmes ; c'est donc de ces derniers que dépendent les caractères grossiers

de l'architecture intérieure d'un os. Dans la diaphyse d'un os long, les canaux de Havers ayant une direction générale longitudinale, la substance osseuse affectera la forme de colonnes dirigées longitudinalement aussi. Les travées osseuses, dans la substance spongieuse des os courts et plats et des épiphyses des os longs, auront une forme et une direction aussi irrégulières que celles des espaces médullaires eux-mêmes. L'irrégularité n'est cependant qu'apparente. En réalité la forme intérieure de la substance osseuse obéit régulièrement à des lois mécaniques. Depuis longtemps Rodet, H. v. Meyer, Wolff et d'autres avaient attiré l'attention sur la direction régulière qu'offrent les travées osseuses dans la substance spongieuse de certains os tels que le calcanéum, les épiphyses fémorale et humérale, etc. On reconnut bientôt que cette architecture intérieure est d'origine fonctionnelle, qu'elle est due à la fonction de l'os et qu'elle est produite par les pressions et les tractions dirigées dans un certain sens que l'os est obligé de supporter.

c) *Texture de la substance fondamentale.* — La question de l'architecture des os, dépassant la portée d'un ouvrage tel que celui-ci, ne peut être qu'indiquée ici, et nous devons passer tout de suite à la texture. Sous le point de vue de la texture, on peut distinguer deux sortes de substance osseuse : *lamelleuse* et *grossièrement fibreuse*.

La *substance lamelleuse* est la plus répandue. Elle est disposée sous forme de lames juxtaposées ou emboîtées concentriquement les unes dans les autres, formant souvent des systèmes lamellaires de figure très régulière. Si, par exemple, on examine la coupe transversale d'un os long, intéressant toute son épaisseur, depuis sa face externe recouverte par le périoste jusqu'à sa face interne qui limite le canal médullaire central, on y trouve plusieurs systèmes lamellaires de forme et d'agencement caractéristiques. Tout autour de la périphérie externe, de même qu'autour de la périphérie interne, règnent des systèmes de lames, dits *systèmes fondamentaux*, distingués en « externe » et « interne », qui consistent en lamelles disposées parallèlement les unes aux autres. Toute la masse osseuse, comprise entre ces deux étuis fondamentaux externe et interne, est remplie par des colonnes cylindriques de substance osseuse, affectant sur la coupe transversale la forme de cercles, que séparent des travées irrégulières et prismatiques de substance osseuse visibles sous la forme de plages irrégulièrement triangulaires. Les colonnes cylindriques sont appelées *systèmes de Havers*, parce qu'elles ont pour axe un canal de Havers ; elles se composent d'un certain nombre (6-15) de lamelles osseuses concentriques, qui sont habituellement propres à chaque système, mais peuvent aussi être communes à plusieurs d'entre eux. Quant aux interstices prismatiques de substance osseuse, dits *systèmes intermédiaires*, ils sont formés de quelques lames irrégulièrement disposées.

Pour que la texture lamelleuse de l'os soit évidente, il faut, de toute nécessité, ou bien que les lamelles voisines diffèrent par leur aspect et leur structure, ou bien qu'elles soient séparées par des interstices de nature différente. Ranvier a vu dans les systèmes de Havers des lamelles alternativement homogènes et striées, la striation étant due dans ces dernières à ce que la lame n'est pas continue, mais est découpée en travées radiales sépa-

rées par des vides. Selon v. Ebner, les lamelles seraient séparées les unes des autres par des lignes cimentantes et seraient ainsi rendues distinctes. Il ne paraît pas y avoir de rapport précis entre les lames osseuses et les lacunes dont la substance osseuse est creusée ; les corpuscules osseux en effet sont tantôt placés dans l'interstice de deux lamelles, tantôt compris dans l'épaisseur d'une seule lame ; quant aux canalicules osseux, ils passent d'une lame à l'autre sans éprouver la moindre modification dans leur forme et leur direction.

La *substance grossièrement fibreuse*, distinguée de la précédente par Kölliker, se rencontre dans tous les os jeunes en général, et représente en quelque sorte la forme provisoire du tissu osseux, et un état imparfait de la substance lamelleuse. Les jeunes os des Oiseaux, et les os formés par l'ossification des organes conjonctifs, tels que les tendons et les ligaments, en donnent les meilleurs spécimens. Cette substance osseuse est composée de faisceaux conjonctifs qui ont subi la calcification, et qui sont soit juxtaposés, parallèles entre eux et aux canaux de Havers dans les os longs, soit enchevêtrés en une formation rhizomateuse (Gegenbaur).

d) *Structure de la substance fondamentale.* — La structure de la substance fondamentale des os comporte un *élément essentiel* et constant, et des *éléments accessoires*.

Le caractère essentiel de la structure osseuse est dans la présence constante de *fibrilles collagènes*, ce qui permet de ranger le tissu osseux à côté des tissus conjonctifs, malgré l'éloignement apparent qui l'en sépare. La substance fondamentale de l'os a donc une structure fibrillaire. Les fibrilles ne sont d'ailleurs pas visibles directement, encroûtées qu'elles sont dans la substance calcaire, et il faut pour les mettre en évidence des procédés spéciaux. Une discussion s'est élevée sur la question de savoir si ce sont les fibrilles qui supportent le calcaire, ou bien si celui-ci est déposé entre elles. Sharpey, v. Ebner, Kölliker, Renaut, entre autres, ont soutenu que les fibrilles ne sont pas calcifiées ; c'est la substance cimentante qui les unit, qui, d'après eux, serait chargée de sels calcaires. Parmi les preuves qui ont été fournies à l'appui de cette opinion, on peut citer celle-ci : par la calcination, qui détruit la substance organique collagène, les fibrilles par conséquent, on obtient à la place des fibrilles des canalicules très fins, d'aspect noir, parce qu'ils sont pleins d'air ; ce qui ne serait pas arrivé si les fibrilles étaient calcifiées.

En outre de cet élément constant, la fibrille collagène, les os renferment dans leur substance fondamentale, à titre accessoire et accidentel, des *faisceaux conjonctifs* et des *fibres élastiques*.

Les faisceaux conjonctifs sont connus depuis très longtemps sous le nom de *fibres de* Sharpey (fig. 565, A, *f*S). D'après Sharpey, H. Müller, Gegenbaur, Ranvier, ces fibres se trouvent dans les os qui sont précédés d'un modèle conjonctif. Dans les os grossièrement fibreux, elles ne sont autres que les faisceaux conjonctifs qui en forment la substance. Elles existent aussi dans les os lamelleux d'origine fibreuse, dans les lamelles fondamentales périphériques des os longs, qui sont formées par le périoste et sont par conséquent de provenance conjonctive ; mais elles manquent dans les systèmes de Havers, et dans les systèmes fondamentaux périmédullaires de

l'os long, qui ont une autre origine. Les fibres de Sharpey faisaient partie du tissu préexistant dans ces diverses localités, et lors de la transformation osseuse de ce tissu ont été en partie englobées dans l'os ; elles semblent alors venir du tissu fibreux voisin de l'os et y pénétrer par un trajet souvent curviligne (« fibres arciformes » de RANVIER) en le perforant d'outre en outre (« fibres perforantes » de SHARPEY). Les fibres de Sharpey sont de véritables faisceaux conjonctifs, formés d'un faisceau de fibrilles, réunies par une substance cimentante. Elles peuvent aussi renfermer des fibres élastiques, et ont par suite la signification de formations complexes (fig. 565, B). Pour les uns (TAFANI), elles ne sont pas calcifiées ; pour d'autres (RANVIER), elles le sont toutes ; d'après KÖLLIKER, un certain nombre d'entre elles

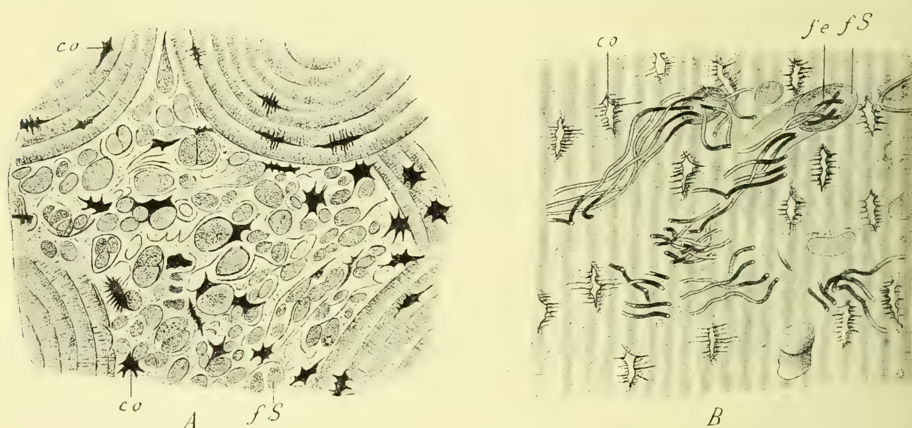


FIG. 565. — *Coupes de tissu osseux avec faisceaux conjonctifs (fibres de Sharpey).*

A, coupe transversale d'un fémur de l'Homme (système intermédiaire entouré par quatre systèmes de Havers). — *co*, corpuscules osseux. — *fS*, fibres de Sharpey. × 370. — B, coupe transversale des lamelles fondamentales d'un humérus humain. — *fS*, fibres de Sharpey contenant des fibres élastiques *fe*, mises en évidence par l'acide acétique. D'après KÖLLIKER.

au moins sont sûrement calcifiées ; car on en voit plus sur un os décalcifié que sur un os incinéré. C'est probablement la substance cimentante qui est le substratum du dépôt calcaire. Dans les os lamelleux, les fibres de Sharpey n'affectent aucune disposition spéciale à l'égard des lamelles ; elles ne les dérangent pas et sont situées sur leur trajet, pouvant border les corpuscules osseux.

Les *fibres élastiques*, décrites par H. MÜLLER, qui en avait fait une variété de fibres de SHARPEY, sont en réalité de nature élastique, comme l'ont montré GEGENBAUR et v. EBNER. Elles viennent, comme les faisceaux conjonctifs, du tissu conjonctif ambiant, et ne se trouvent que chez l'adulte ; elles font défaut dans les systèmes de HAVERS. Les fibres élastiques de l'os, disposées en réseau (fig. 566), accompagnent les fibres de SHARPEY, qu'elles entourent de leurs mailles ou même dans l'épaisseur desquelles elles pénètrent (fig. 565, B).

Les *cellules osseuses* sont logées dans les corpuscules osseux, avec lesquels on les a pendant longtemps confondues. On s'est représenté leur forme de trois façons différentes. D'après BEALE et RANVIER, la cellule osseuse est aplatie, sans prolongements, n'occupant que le corpuscule osseux et lais-

sant vides les canalicules. Pour les autres auteurs au contraire, la cellule osseuse est un élément étoilé, qui, par ses prolongements, s'anastomose avec les cellules voisines. ROBIN et VIRCHOW ont cru que cette cellule étoilée était creuse. Mais NEUMANN et ROUGET montrèrent que les formations isolées par ROBIN et VIRCHOW et prises par eux pour des cellules étaient en réalité des coques péricellulaires. Se fondant sur la résistance de ces coques aux acides et aux alcalis, ils leur attribuèrent une nature élastique : mais KÖLLIKER prouva que ces coques étaient faites d'une substance différente de l'élastine, assez comparable à la capsule des cellules cartilagineuses, et formaient autour des ostéoplastes des « gaines limitantes » de nature spéciale. La cellule osseuse creuse ayant été reconnue une erreur d'interprétation, il ne restait plus qu'à admettre, comme l'ont fait JOSEPH, HEITZMANN, CHEVASSU, RENAUT et comme on l'admet généralement aujourd'hui, que la cellule osseuse est un élément ramifié, dont les très nombreux prolongements, cheminant dans les canalicules osseux, s'anastomosent avec ceux des éléments voisins.



FIG. 566. — *Coupe de tissu osseux avec fibres élastiques.* Lamelles fondamentales du fémur d'un Lapin. — *co*, corpuscules osseux. — *fe*, fibres élastiques. × 250.

e) *Substance ostéoïde.* — Il existe une variété de tissu osseux, que KÖLLIKER a appelée *substance ostéoïde*, indiquant par cette dénomination qu'elle a l'apparence de l'os plutôt qu'elle n'en possède la structure réelle. Elle est caractérisée par l'absence de cellules et, par conséquent, d'ostéoplastes ; lors du développement de l'os, les cellules formatrices sont demeurées à la surface et n'ont pas été englobées dans la substance fondamentale osseuse (SCHMIDT, MONNARD). Par là ce tissu ostéoïde mérite dans la classification des tissus durs une place à part, que KLAATSCH, STEPHAN et d'autres auteurs lui ont en effet donnée. La substance ostéoïde se trouve chez les

Poissons et forme la presque totalité du squelette de certains d'entre eux (Brochet, par exemple).

f) *Ossification.* α) *Phénomènes généraux de l'ossification. Ostéoblastes.* — L'ossification peut être envisagée successivement aux deux points de vue chimique et histologique.

Au point de vue chimique, la substance fondamentale osseuse étant caractérisée par l'osséine aussi bien que par le calcaire, il y a lieu de distinguer, comme l'a fait Chabrié dans son étude des phénomènes chimiques de l'ossification, deux processus différents presque simultanés et étroitement liés l'un à l'autre : l'osséinification et la calcification. Dans le cas le plus habituel, celui où l'os succède au cartilage, il s'agira donc de la transformation de la cartilagéine en osséine d'une part, d'autre part de la calcification de la substance cartilagineuse. Faute de pouvoir étudier la transformation de la cartilagéine en osséine, Chabrié a examiné celle du dérivé de la première, c'est-à-dire de la chondrine, en un dérivé de la seconde, en gélatine ; elle se produit *in vitro* par fixation d'Az et par exemple par l'action de AzH^3, et normalement par celle de l'urée ou tout au moins du carbonate d'AzH^4 résultant de la décomposition des matières azotées, d'où s'expliquerait l'influence des sels d'AzH^4 sur la croissance des os chez les animaux. En même temps qu'il favorise la transformation du chondrogène en collagène, le carbonate d'AzH^4 influence le dépôt des sels de chaux dissous que les vaisseaux apportent au cartilage et qui l'imbibent.

La question histologique de l'ossification, du développement de l'os, est très complexe et se décompose en plusieurs points.

Le tissu osseux, comme tout tissu de soutien, est l'œuvre de cellules formatrices, de *scléroblastes*, appelés ici *ostéoblastes* (fig. 567, *ost*), qui deviendront plus tard les cellules osseuses, si ces ostéoblastes sont enfermés dans la substance osseuse produite par eux.

Dans la coupe d'un os en voie de développement, on peut assister à l'élaboration et à la transformation des ostéoblastes. On examinera l'une des travées osseuses de l'os en voie d'épaississement, encore à l'état spongieux, et l'on y verra, appliquées sur la travée osseuse à la façon d'un épithélium, des cellules que Gegenbaur a découvertes et qu'il a nommées ostéoblastes (fig. 567). Ces cellules ne sont d'ailleurs que des éléments médullaires spéciaux, différenciés parmi ceux qui forment la moelle des os dont les alvéoles du tissu spongieux sont remplis. Elles déposent d'abord sur leur face profonde tournée vers la travée osseuse, puis tout autour d'elles, une matière qui est la substance fondamentale osseuse. Tandis qu'ils se murent dans la substance osseuse qu'ils ont produite, les ostéoblastes prennent des formes anguleuses ou même étoilées, et acquièrent ainsi le caractère des cellules osseuses définitives. Les deux composants de la substance fondamentale osseuse, la *matière organique collagène* ou *osséine* et les *sels calcaires*, paraissent se former en deux temps ; dans un premier se déposeraient le long des ostéoblastes les fibrilles collagènes constituant l'osséine ; dans un second stade aurait lieu l'infiltration calcaire ; car dans les travées osseuses néoformées, l'axe, qui est le plus ancien, est fait d'osséine et de calcaire, tandis que l'écorce, de formation plus récente, est purement organique, et consiste en une osséine imparfaite ou « substance préosseuse », ainsi que le prouvent

certaines colorations (Retterer, Spuler). Il est certain que l'ostéoblaste intervient directement dans la production de la substance fondamentale ; mais de quelle nature est son intervention ? Pour les uns (Waldeyer, Retterer), la substance fondamentale est le produit de la transformation des couches périphériques des ostéoblastes. Spuler au contraire, pour diverses raisons, pour avoir constaté entre autres faits la présence de grains dans le corps cellulaire de l'ostéoblaste au moment de la production osseuse, considère celle-ci comme un dépôt dû à un véritable acte sécrétoire de la cellule. Quoi qu'il en soit de la modalité exacte de la production osseuse, chaque ostéoblaste produit autour de lui une portion de la travée osseuse, qui, en se soudant à celles formées par les ostéoblastes voisins, donne lieu à une lame osseuse continue.

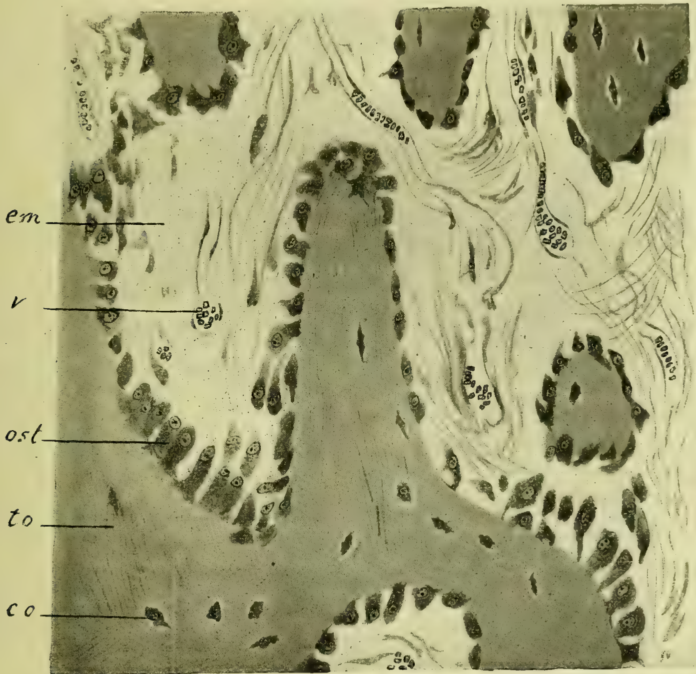


Fig. 567. — *Fémur d'un embryon de Chèvre de 15 centimètres de long avec les ostéoblastes.*
ost, ostéoblastes appliqués contre les travées osseuses *to*. — *co*, cellules osseuses déjà englobées dans ces dernières. — *em*, espaces médullaires. — *v*, vaisseaux sanguins. × 250.

D'où viennent les ostéoblastes? C'est évidemment du tissu qui préexiste à l'os et en occupe la place avant toute ossification. Or le terrain de l'ossification est variable, et tantôt l'os se produit dans le mésenchyme embryonnaire, tantôt se forme à la place du cartilage. On a pu distinguer par là deux sortes d'os, selon le terrain différent où ils s'ébauchent : l'*os fibreux* ou *de membrane*, développé au lieu du mésenchyme ou d'un tissu conjonctif plus ou moins différencié ; l'*os enchondral ou cartilagineux*, naissant dans le cartilage. Comme tissu osseux d'origine fibreuse, il faut citer celui que forme le périoste des os longs et autres, le tissu des os de la voûte du crâne et de

certains os de la face. La majeure partie du squelette osseux est au contraire d'origine enchondrale. Puisque le terrain de l'ossification est variable, que le tissu qui s'ossifie varie aussi, l'origine des ostéoblastes pourra être différente, et dès à présent nous pourrons supposer que, dans le cas de développement fibreux, les ostéoblastes seront des cellules mésenchymateuses différenciées, tandis que dans le développement enchondral ils semblent ne pouvoir être que des cellules cartilagineuses transformées. S'il ne peut y avoir de contestation pour le premier cas, il n'en est plus de même pour l'origine des ostéoblastes dans la formation enchondrale. Pour le premier, il est bien évident que l'os se produit par *métaplasie*, c'est-à-dire par transformation du tissu mésenchymateux précurseur et que les ostéoblastes ne sont que des cellules mésenchymateuses différenciées. Dans le second cas, deux processus différents peuvent se passer, et suivant que l'un ou l'autre est admis, la provenance des ostéoblastes est différente. Si nous trouvons à un certain moment un fémur osseux à la place d'un fémur cartilagineux qu'il y avait auparavant, ce changement peut être dû à ce que le tissu cartilagineux s'est métamorphosé en tissu osseux, à ce qu'il y a eu métaplasie ; ce sont les cellules cartilagineuses qui doivent, s'il en est ainsi, devenir des ostéoblastes capables de produire la substance osseuse nouvelle et destinés à se transformer ultérieurement en cellules osseuses. Mais le mode de formation de l'os, du fémur, et la provenance des ostéoblastes et des cellules osseuses qui le constituent peuvent être autres. Le cartilage fémoral peut n'être que le terrain favorable pour la genèse de l'os et non pas le magasin des éléments osseux ; ceux-ci sont fournis, comme dans le cas précédent, par du tissu mésenchymateux et proviennent du mésenchyme de voisinage qui pénètre dans le modèle cartilagineux, l'envahit, se substitue à lui différencie en ostéoblastes ses éléments cellulaires, pendant que les cellules cartilagineuses se flétrissent et disparaissent. Contrairement au processus métaplastique, celui-ci est une *néoplasie*, et le mésenchyme ostéogène envahit le cartilage à la façon d'une tumeur.

Dans tous les cas il y a remplacement d'un tissu précurseur par le tissu osseux. On nommera *ligne d'ossification* celle suivant laquelle le modèle primitif, mésenchyme plus ou moins fibreux ou cartilage, se modifie ou bien est investi, suivant laquelle les ostéoblastes se différencient puis se transforment en cellules osseuses, selon laquelle enfin s'accomplissent les phénomènes d'ossification et de calcification. Ainsi, dans la figure 570, la ligne d'ossification est représentée en *zot* ; on voit qu'à ce niveau le cartilage cesse d'exister ; les ostéoblastes font leur apparition et un peu plus loin se transforment en éléments osseux, tandis qu'apparaît la substance osseuse, osséinifiée et calcifiée. De même dans la figure 569, elle correspond à la zone où les cellules du mésenchyme s'accumulent, futurs ostéoblastes, et se caractérisent comme tels en déposant les plus jeunes traces de substance osseuse. Dans le cas de métaplasie comme dans celui de néoplasie, on peut décrire comme *couche ostéogène* celle, quelle qu'en soit la provenance, qui contient les ostéoblastes ; on la trouvera naturellement au niveau de la ligne d'ossification. On appelle *point d'ossification* l'endroit où, dans le modèle fibreux ou cartilagineux d'un os, débute le processus de transformation.

β) *Ossification conjonctive ou fibreuse.* — Après ces définitions et ces généralités sur l'ossification, nous n'avons plus qu'à en donner une description concrète, dans laquelle nous nous limiterons, bien entendu, aux phénomènes histologiques, laissant de côté ceux qui produisent l'os en tant qu'organe et auxquels l'os doit sa forme tant extérieure qu'intérieure.

Il y a deux cas d'ossification à distinguer : l'*ossification enchondrale*, où l'os se forme au sein d'un cartilage préexistant, et l'*ossification fibreuse ou conjonctive*, dans laquelle l'os résulte de la différenciation d'une ébauche mésenchymateuse ou conjonctive.

Cette dernière, à cause de sa plus grande simplicité, doit être examinée en premier lieu.

Les tendons des Oiseaux s'ossifient facilement : le processus d'ossification y est très simple. Les faisceaux conjonctifs du tendon forment des sortes de travées, le long desquelles les cellules tendineuses vont fonctionner comme ostéoblastes. A cet effet, elles sécréteront la matière fondamentale osseuse et la déposeront le long des faisceaux conjonctifs, qui seront autant de travées directrices de l'ossification.

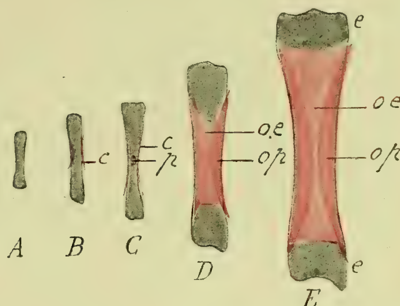


Fig. 568. — *Schéma des premières phases de la formation d'un os long.*

A, modèle cartilagineux. — B, apparition première de l'os périostique à la surface de la portion moyenne de la région diaphysaire (croûte osseuse périchondrale *c*). — C, début de l'ossification enchondrale dans le centre de la diaphyse (point primitif d'ossification *p*). — D, la partie moyenne de la diaphyse est complètement à l'état osseux; elle se compose d'un double cône osseux central *oe* produit par ossification enchondrale et par extension du point primitif d'ossification, d'une virole osseuse d'origine périostique *op* résultant de l'expansion et de l'épaississement de la croûte osseuse périchondrale. — E, la diaphyse est entièrement ossifiée ; les épiphyses *e* sont encore cartilagineuses. Emprunté à Math. Duval.

La première trace d'os apparaît, dans le cas d'un os long par exemple, comme une sorte de bague de tissu osseux qui entoure le milieu de la diaphyse (fig. 568, B, *c*). A cette époque celle-ci est entièrement cartilagineuse, recouverte extérieurement par le « périchondre », couche conjonctive qui protège, nourrit et forme le cartilage. La bague osseuse de la diaphyse est juste sous-jacente au périchondre et est élaborée par lui ; elle peut donc s'appeler « croûte osseuse périchondrale ». Dès lors que le périchondre produit du tissu osseux et qu'il revêt non plus directement du cartilage mais de l'os, il cesse d'être un périchondre et devient un « périoste ». Celui-ci va continuer à fonctionner comme formateur de tissu osseux, et va déposer autour de la première croûte osseuse périchondrale de nouvelles couches osseuses (fig. 568, D, E, *op*), auxquelles la diaphyse de l'os long sera redevable de son accroissement en épaisseur. Les expériences classiques de Duhamel, Hunter, Flourens, Sédillot, Ollier ont surabondamment montré que c'est le périoste qui est l'agent formateur des couches osseuses nouvelles. En entourant la diaphyse osseuse en voie d'épaississement au moyen d'un

anneau d'argent, puis sacrifiant l'animal au bout d'un certain temps, DUHAMEL, HUNTER et FLOURENS ont vu que cet anneau n'est pas superficiel, mais recouvert par une couche osseuse qui s'est développée au-dessous du périoste et à ses dépens. SÉDILLOT et OLLIER ont prouvé que c'est bien à l'activité du périoste qu'est due la formation osseuse nouvelle ; en évidant un os, pour ne laisser que l'étui périostique qui l'entoure, il se reforme un os nouveau dans l'intérieur ; on peut en détacher un lambeau de périoste, et le greffant en un point quelconque de l'organisme obtenir en cet endroit un fragment osseux. Que se passe-t-il au point de vue histologique dans cette ossification périostique ? Le périchondre qui enveloppe le modèle cartilagineux chez l'embryon est un tissu conjonctif de caractère embryonnaire. Le périoste qui, plus tard, entoure la diaphyse osseuse est décomposé en deux couches principales (fig. 569), dont l'externe (*f*) est différenciée en tissu conjonctif fibreux, tandis que l'interne demeure à l'état de mésenchyme primitif. Cette dernière est une *couche ostéogène* (*o*). Les éléments cellulaires qui la constituent, disposés à la surface des faisceaux conjonctifs, se comportent comme ostéoblastes. Les faisceaux conjonctifs, incurvés en arc et nommés pour cette raison *fibres arciformes*, sont envahis de proche en proche par la calcification, et deviennent les fibres de Sharpey de l'os (*fs*). De proche en proche aussi, les cellules conjonctives qui leur sont accolées se disposent en rangées d'ostéoblastes, qui déposent à la surface des faisceaux conjonctifs calcifiés des lamelles osseuses de plus en plus épaisses à mesure qu'on se rapproche de l'os déjà formé, et qui, englobées par la substance fondamentale osseuse qu'elles ont créée, deviendront les cellules osseuses définitives (*os*). Les faisceaux conjonctifs calcifiés jouent ainsi, comme précédemment, le rôle accessoire de travées directrices de l'ossification ; les cellules conjonctives remplissent la fonction essentielle d'ostéoblastes, producteurs de la substance osseuse.

Dans la formation des os dits de membrane, tels que ceux de la voûte du crâne et quelques os de la face, les processus sont essentiellement les mêmes. Les os de la voûte du crâne sont chronologiquement précédés par une membrane conjonctive ostéogène qui leur donnera naissance, d'où leur nom d'os de membrane. Dans cette membrane paraissent des *points d'ossification* pour les divers os. Chacun de ces points, celui d'un pariétal par exemple, figure une irradiation osseuse. Les rayons sont autant d'aiguilles osseuses, dont l'extrémité centrale se confond avec les autres en une plaque centrale, formée d'os déjà constitué, tandis que l'extrémité périphérique, très effilée, apparaît comme un faisceau conjonctif en voie de calcification, qui deviendra fibre de Sharpey de l'os, et qui représente une travée directrice de l'ossification. C'est en effet à sa surface que sont disposées les cellules conjonctives, les ostéoblastes, qui élaborent les couches osseuses et deviendront cellules osseuses. Bref, nous retrouvons à la périphérie de l'irradiation osseuse, au pourtour du point d'ossification du pariétal, les mêmes dispositions que nous avions constatées sous le périoste diaphysaire d'un os long ; nous y revoyons la couche ostéogène, avec les faisceaux conjonctifs se calcifiant et devenant travées directrices de l'ossification, puis les cellules conjonctives ostéoblastiques formant à la surface des précédentes une rangée d'ostéoblastes, déposant la substance osseuse et devenant

à l'intérieur de celle-ci les cellules osseuses définitives. L'ossification fibreuse est certainement métaplastique, puisque tous les éléments de l'ébauche première, faisceaux conjonctifs et cellules, en se transformant, passent dans le tissu osseux définitif.

γ) *Ossification enchondrale.* — Dans l'ossification enchondrale, l'os fait suite à un modèle cartilagineux dans lequel se trouve grossièrement ébauchée la forme de l'os adulte. A un certain moment paraît, dans ce modèle, par exemple dans un cartilage métacarpien, un *point d'ossification* (fig. 568, B, *p*). Il est caractérisé par la calcification de la substance fondamentale cartilagineuse, par la prolifération cellulaire et par la formation de grandes cellules. Ces modifications donnent lieu, dans le centre du modèle cartilagineux, à une tache blanche, opaque en raison de l'imprégnation calcaire, qui devient ensuite rouge, par suite de la pénétration de vaisseaux sanguins venus du périchondre. Le point d'ossification s'agrandit ensuite de plus en plus, envahissant toujours davantage le cartilage primitif, jusqu'à ce que le cylindre cartilagineux qui remplissait l'étui osseux formé par l'os périostique soit complètement remplacé par de l'os (fig. 568, C, D, E, *oe*). Il y a donc eu ainsi formation enchondrale de l'os. La formation osseuse aux dépens du cartilage continue aux deux extrémités de la diaphyse, parce que là, au niveau du col de jonction de l'épiphyse avec la diaphyse, du matériel cartilagineux nouveau est incessamment formé par prolifération des cellules cartilagineuses de cet endroit. Ce matériel cartilagineux se transforme en tissu osseux à mesure de sa formation, d'où résulte l'accroissement en longueur de l'os déjà existant. Il y a donc aux deux extrémités de la diaphyse une ligne d'ossification, qui est d'habitude choisie pour l'étude du développement enchondral de l'os.

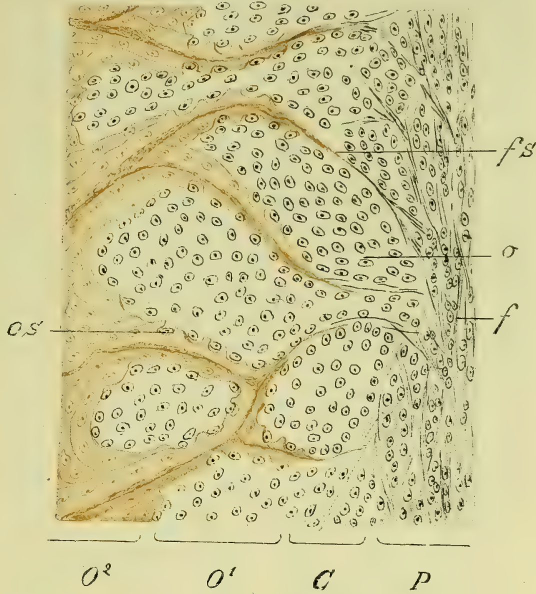


Fig. 569. — *Schéma de l'ossification périostique prise pour exemple de l'ossification fibreuse ou conjonctive.*

De droite à gauche on trouve : P, le périoste avec ses deux couches, fibreuse (*f*) et ostéogène (*o*). — C, la zone suivant laquelle les fibres de Sharpey *fs* se calcifient et deviennent les travées directrices de l'ossification. — O¹, la zone ou ligne d'ossification où les cellules conjonctives embryonnaires de la couche ostéogène (ostéoblastes, *os*) déposent à la surface des fibres de Sharpey ou travées directrices la substance fondamentale de l'os et où elles s'enfoncent dans cette substance pour devenir cellules osseuses. — O², tissu osseux formé de lamelles osseuses et contenant les cellules osseuses. Emprunté à Math. Duval.

Une section longitudinale d'un os en voie d'accroissement, chez un jeune Rat par exemple, intéressant l'épiphyse encore cartilagineuse, la ligne d'ossification et la diaphyse déjà osseuse, offre, vue à un faible grossissement, les couches suivantes (fig. 570). C'est d'abord le *cartilage épiphysaire* (*ce*), qui est formé d'un tissu cartilagineux hyalin ordinaire. Vient ensuite, en allant vers la diaphyse, une zone dite *cartilage sérié* (*cs*) (Ranvier), parce que les cellules cartilagineuses s'y multipliant activement (Leser, Retzius) donnent naissance à des groupes isogéniques longitudinaux de cellules-filles, empilées à l'intérieur de capsules-mères qui sont allongées parallèlement à l'axe de l'os. Plus loin, le cartilage sérié est remplacé par la zone dite *cartilage calcifié* (*cc*) (Ranvier) ; cette dénomination vient de ce que la substance fondamentale du carti-

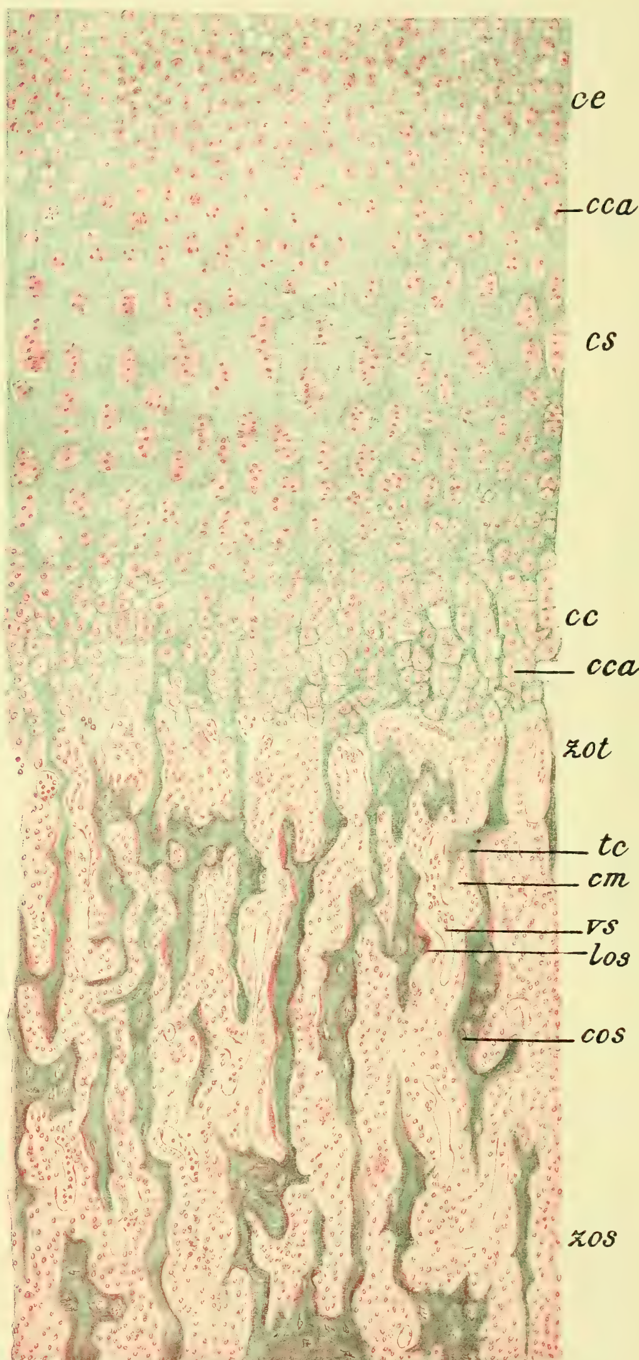


Fig. 570. — *Coupe longitudinale d'un os long en voie de développement, intéressant la ligne d'ossification et les parties voisines du cartilage épiphysaire et de la diaphyse osseuse. Développement enchondral de l'os.*

Jeune Rat. — *ce*, cartilage épiphysaire. — *cs*, cartilage sérié. — *cc*, cartilage calcifié. — *zot*, zone ostéoïde. — *zos*. zone ossifiée. — *cca*, cellules cartilagineuses. — *tc*, travées cartilagineuses directrices. — *vs*, vaisseaux sanguins. — *los*, lamelles osseuses en voie de dépôt. — *cos*, cellules osseuses. — *cm*, cellules médullaires. × 125.

lage est à cet endroit déjà infiltrée de sels calcaires, qui s'y déposent sous la forme de petits grains ; d'où la substance hyaline du cartilage, observée à l'état frais et à l'œil nu, perd sa transparence et prend un aspect opaque et blanchâtre. Les grandes capsules cartilagineuses y prennent des contours irréguliers, festonnés, comme si elles étaient érodées.

Dans la couche suivante, nommée *zone ostéoïde* (*z. ot*) ou « ossiforme » (Ranvier), nous retrouvons ces grandes cavités capsulaires de la couche précédente ; mais à la place d'éléments cartilagineux, elles se montrent parcourues par des vaisseaux sanguins, accompagnés d'éléments jeunes offrant des caractères particuliers. La substance fondamentale du cartilage ne persiste plus que sous forme de travées longitudinales, irrégulièrement déchiquetées, qui séparent les cavités capsulaires les unes des autres. Quant à la substance osseuse, elle n'a encore pas fait son apparition à ce niveau. Elle se montre seulement dans la zone suivante, qui, par ce fait, mérite le nom de *zone ossifiée* (*z. os*). On sait alors que certains des éléments jeunes périvasculaires se disposent régulièrement, à la façon d'un épithélium, à la surface des travées cartilagineuses calcifiées, y déposent une lamelle de substance osseuse ou plutôt une matière fondamentale qui n'est pas encore la substance osseuse et peut être qualifiée de « substance préosseuse » ; ces cellules se comportent donc comme les ostéoblastes que nous avons vus fonctionner dans les cas précédents. Comme eux aussi, elles sont entourées par la substance fondamentale produite, et au sein de cette substance deviennent cellules osseuses. A la zone ossifiée fait suite l'os diaphysaire véritable, dont l'achèvement se poursuit insensiblement depuis la zone en question, par le dépôt de lamelles nouvelles qui épaississent la couche primitive déposée à la surface des travées cartilagineuses, par le changement de la matière préosseuse en substance osseuse définitive, par la transformation de nouveaux ostéoblastes en cellules osseuses parfaites.

Telle est la série des processus que l'on constate en étudiant le développement enchondral de la diaphyse dans un os en voie d'accroissement longitudinal. Quelle interprétation convient-il d'en donner, et particulièrement quel est dans cette ossification le rôle du tissu cartilagineux ? Il est certain que le cartilage, qui figure le modèle primitif de l'os, sert de charpente provisoire à l'os encore jeune, et que les travées de substance fondamentale cartilagineuse sont, comme on les a dénommées, des « travées directrices de l'ossification », le long desquelles se rangent les ostéoblastes et s'adossent les premiers dépôts osseux.

Mais le cartilage n'a-t-il pas un rôle plus important ? Ses éléments cellulaires demeurent-ils inutilisés et disparaissent-ils, ou bien au contraire ont-ils une meilleure destinée, et comme les cellules conjonctives dans l'ossification fibreuse, celles du modèle cartilagineux fournissent-elles les ostéoblastes ? Autrement dit y a-t-il, comme dans l'ossification fibreuse, transformation osseuse des éléments du modèle préexistant (Virchow) ; ou bien les éléments disparaissent-ils devant l'os, qui, comme une sorte de tumeur, envahit le cartilage (H. Müller) ? Le développement enchondral est-il une métaplasie ou une néoplasie ? Deux camps opposés sont ici en présence. Le théâtre du débat, ce sont les zones calcifiée et ostéoïde ; le point litigieux, c'est l'origine de ces éléments jeunes qui, dans la couche ostéoïde, remplis-

sent avec les vaisseaux les cavités capsulaires, c'est donc la provenance des ostéoblastes. Pour les uns (Virchow, Ranvier, Waldeyer, Retterer, Spuler, etc.), les cellules cartilagineuses continuent à se diviser au niveau des couches calcifiée et ostéoïde (que Retterer nomme d'ailleurs « couche à cellules hypertrophiées » et « couche à cellules hyperplasiées ») et ne perdent rien, bien au contraire, de leur vitalité ; de leur multiplication résultent des éléments embryonnaires qui se transformeront en ostéoblastes. Les autres

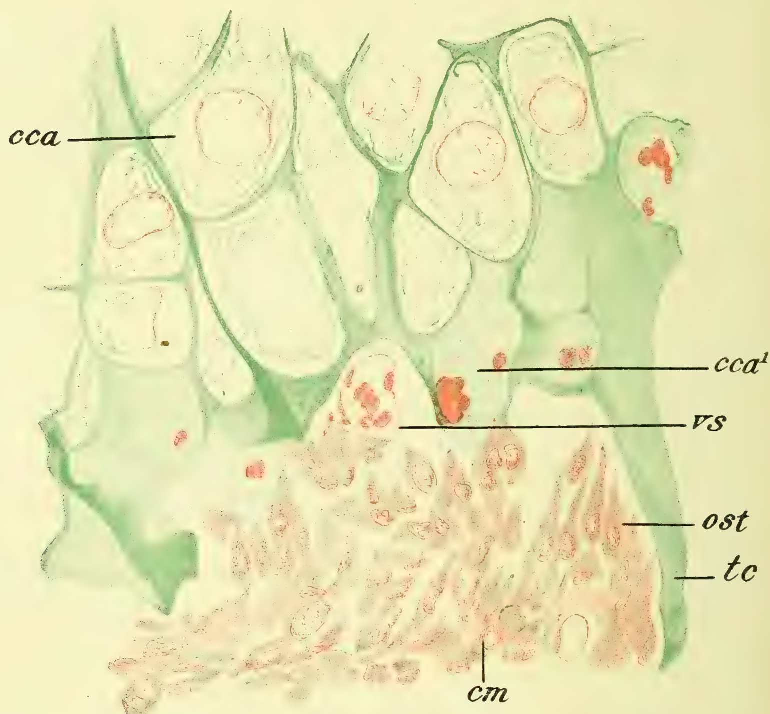


Fig. 571. — *Ligne d'ossification de la figure précédente, vue à un fort grossissement.*

cca, cellules cartilagineuses de la zone ostéoïde, à noyau gonflé et hypochromatique. — *cca*[1], sont entr'ouvertes et contiennent des globules rouges du sang qu'on pourrait croire formés aux dépens des cellules cartilagineuses. — *vs*, vaisseaux capillaires sanguins. — *cm*, cellules médullaires. — *ost*, ostéoblastes disposés en une sorte d'épithélium à la surface des travées cartilagineuses directrices *tc*. × 500.

auteurs, au contraire (Lovèn, Stieda, Kölliker, Strelzoff, Tourneux, etc.), n'observant pas de divisions cellulaires dans les zones calcifiée et ostéoïde, et y constatant au contraire des signes de flétrissement et d'atrophie des cellules cartilagineuses, admettent que celles-ci disparaissent ; ils croient que les cellules embryonnaires de la zone ostéoïde, c'est-à-dire les futurs ostéoblastes, proviennent de bourgeons conjonctivo-vasculaires venus du périoste à travers les espaces médullaires de l'os déjà formé, dont les vaisseaux, flanqués de ces éléments conjonctifs embryonnaires, éventrent les cavités capsulaires et déposent dans leur intérieur ces éléments embryonnaires.

La question n'est pas encore tranchée ; et, à considérer même des préparations satisfaisantes de la ligne d'ossification, il paraît difficile de se prononcer (fig. 571).

Nous n'avons pas l'intention, après avoir exposé le mode de formation du tissu osseux, de montrer comment s'édifie un organe osseux, un os, comment celui-ci acquiert sa conformation intérieure définitive et sa forme extérieure parfaite. Mais nous devons indiquer que celles ci, dont l'achèvement est très lent et très laborieux, sont, au point de vue histologique, le résultat de deux processus contraires, dont l'un consiste dans la *production de tissu osseux nouveau*, l'autre dans la *destruction de parties osseuses déjà formées*, si bien que, suivant la comparaison de M. DUVAL, la forme extérieure et intérieure de l'os est l'œuvre de deux architectes, dont l'un défait ce que l'autre a fait. Le processus formateur est dû à l'activité élaboratrice des ostéoblastes qui déposent de nouvelles lamelles osseuses. Les agents destructeurs, qui produisent en certains points la résorption osseuse, sont des cellules médullaires géantes, que, par opposition aux ostéoblastes formateurs, KÖLLIKER a nommés *ostéoclastes* (voir fig. 126). Appliqués sur les travées osseuses déjà formées, ils les évident, les creusent de trous appelés « lacunes de Howship ». La destruction vient ici en aide à la formation, supprimant les parties osseuses inutiles, évidant les portions trop massives, corrigeant partout l'exubérance des processus formateurs, pour réaliser le modèle parfait de l'os définitif; c'est la « résorption modelante de Hunter ». Ici, comme dans beaucoup d'autres cas, l'étude du développement nous montre que l'état normal est la résultante d'une production excessive de matériel ramenée à des limites convenables par la destruction d'une partie des matériaux formés.

C. — TISSUS COLLAGÈNES CALCIFIÉS EN RELATION AVEC UN ÉPITHÉLIUM

a) *Tissus osseux tégumentaires ou dermiques* (*écailles*). — Nous avons vu qu'on pourrait, d'après les rapports que présentent les tissus collagènes calcifiés et les organes correspondants, diviser ces tissus et ces organes en deux groupes : ceux qui, comme les os du squelette intérieur, sont indépendants de tout organe épithélial ; ceux qui, comme les os tégumentaires ou dermiques, tels que les écailles, et comme les dents, se développent à l'abri et peut-être aux dépens des épithéliums voisins.

Ces derniers forment un groupe très naturel, à distinguer des os proprement dits, où l'on peut citer les os tégumentaires ou dermiques, tels que les carapaces des Tortues, les plaques des Lézards et des Serpents, les plaques cutanées des Tatous, les écailles des Poissons osseux, les écailles ou dents cutanées des Sélaciens, l'ivoire des dents chez tous les Vertébrés, etc.

Les écailles des Poissons osseux, par exemple, offrent, d'après les recherches de LEYDIG, KLAATSCH, SACCHI, USSOW, la constitution suivante. Elles sont formées de deux couches, d'inégale valeur morphologique, et se développent ainsi. Au-dessous de l'épiderme, des éléments mésenchymateux ou scléroblastes s'accumulent en une papille qui s'étale horizontalement et se partage en deux assises. Entre ces deux assises paraît une bande mince de substance réfringente, première couche de l'écaille future, produite par les scléroblastes. La couche inférieure de l'écaille du Poisson est formée par des fibres conjonctives en partie sclérosées. L'écaille, dont le plan est d'abord

parallèle à la surface de la peau, bascule ensuite, de telle façon que son extrémité postérieure (caudale, c'est-à-dire dirigée vers la queue de l'animal) se relève et s'enfonce dans l'épiderme, tandis que l'extrémité antérieure demeure en place, plongeant dans le derme. Ici l'ossification se fait bien à l'abri d'un tissu épithélial, de l'épiderme, qui lui sert pour ainsi dire de plan directeur. Quant à savoir si les cellules épithéliales de l'épiderme prennent une part directe à la formation de l'écaille, si c'est d'elles que proviennent les scléroblastes, c'est ce que prétend KLAATSCH ; mais la majorité des auteurs s'en tiennent encore à l'origine mésenchymateuse des éléments cellulaires.

b) Ivoire.— α) Esquisse du développement de l'ébauche dentaire. Odontoblastes.— Les dents sont anatomiquement définies : des pointes dures, cornées

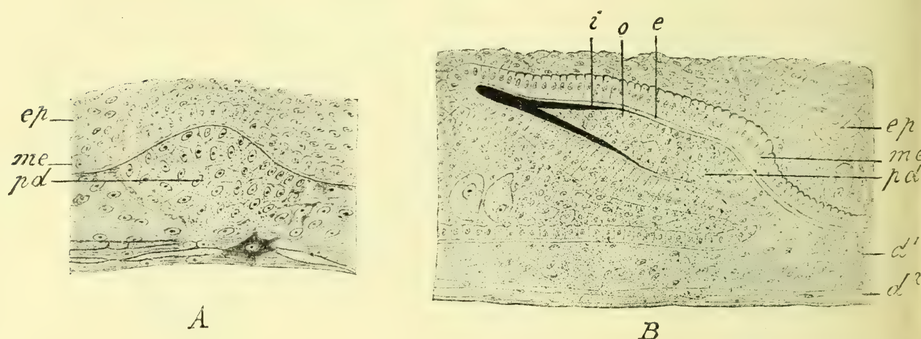


FIG. 572. — *Coupes de l'ébauche des dents cutanées ou placoïdes chez des embryons de Sélaciens.*

A et B, deux stades successifs. — En A, *pd*, papille dentaire. — *ep*, épithélium cutané. — *me*, membrane de l'émail. — En B, stade plus avancé, production des substances de l'émail et de l'ivoire et calcification de l'ébauche. — *ep*, épithélium cutané. — *me*, membrane de l'émail. — *pd*, papille dentaire. — *e*, émail. — *o*, odontoblastes. — *i*, ivoire. — d^1, d^2, couches superficielle et profonde du derme. D'après O. HERTWIG.

ou osseuses, qui hérissent certaines parties du tégument et de préférence la région buccale. Histologiquement, la dent est essentiellement formée d'un tissu collagène calcifié, l'*ivoire* ou *dentine*, voisin du tissu osseux, mais ne lui ressemblant pas exactement ; il lui est du reste rattaché par des formes de passage, de telle sorte que l'ivoire est une sorte d'os.

Dans la plupart des cas, le processus d'ossification ou plutôt d'éburnation, qui s'accomplit dans le mésenchyme pour donner naissance à une dent, spécialement à l'ivoire de la dent, ce processus s'abrite sous un *revêtement épithélial* qui donne à la production dentaire sa conformation caractéristique et lui sert pour ainsi dire de moule. Ce modèle épithélial n'est autre que l'*organe de l'émail* (p. 515). Si dans la très grande majorité des cas cet organe est producteur d'émail, quelquefois il est stérile à ce point de vue, de sorte que son rôle principal et constant est de représenter la maquette épithéliale de la dent. Tout le tégument avait à l'origine la propriété de former de semblables moules épithéliaux, à l'intérieur desquels s'opérait la formation dentaire.

Les dents ne sont autre chose à l'origine que des épaississements, des papilles ossifiées de la peau, et les *dents cutanées* ou « écailles placoïdes »

des Sélaciens, distribuées sur le tégument de ces animaux, sont de véritables dents, dont le développement peut servir de point de départ et de type pour celui des dents des Vertébrés supérieurs (O. Hertwig). Chez ceux-ci la production dentaire est restreinte aux mâchoires et à la région buccale avoisinante.

Chez de jeunes embryons de Sélaciens, on voit, comme O. Hertwig l'a montré, se former çà et là, au-dessous de l'épiderme, de nombreuses papilles mésenchymateuses, les *papilles dentaires* (fig. 572, A, *pd*), produites par la prolifération et l'accumulation des éléments mésenchymateux du voisinage, qui soulèvent l'épiderme sus-jacent. Celui-ci se modifie ; ses cellules, devenues plus hautes et cylindriques, forment une membrane représentant la *membrane de l'émail* (*me*). Au stade suivant (fig. 572, B), on voit en effet ces cellules déposer à leur surface interne une croûte de plus en plus épaisse de substance adamantine, *d'émail* (*e*) ; ce sont donc des *adamantoblastes*.

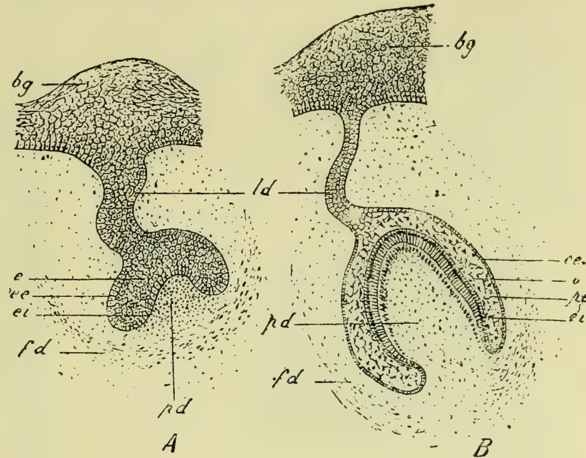


Fig. 573. — *Stades de la formation de la dent chez un Mammifère.*
A, B, deux stades successifs. — *pd*, papille dentaire ou de l'ivoire. — *e*, bourgeon ou organe de l'émail. — *ec*, épithélium externe de l'organe de l'émail. — *ei*, épithélium interne de l'organe de l'émail. — *pe*, lame moyenne de l'organe de l'émail ou pulpe de l'émail. — *o*, couche d'odonblastes développés à la surface de la papille de l'ivoire. — *fd*, follicule ou sac dentaire, couche fibreuse entourant toute l'ébauche de la dent. — *bg*. bourrelet gingival (épaississement de l'épithélium buccal).— *ld*, lame dentaire (sorte de mur épithélial auquel sont attachées les ébauches dentaires et par lequel elles se rattachent à l'épithélium buccal).

D'autre part, la papille dentaire se transforme ; ses cellules superficielles contiguës à la croûte d'émail, se différencient en *odontoblastes* (*o*), c'est-à-dire en éléments producteurs de l'ivoire. A cet effet, elles prennent une forme plus allongée et déposent en dedans de la couche d'émail une strate de substance collagène, calcifiée, qui est l'*ivoire* ou *dentine* (*i*) et qui recouvre la papille de l'ivoire comme d'une coiffe.

Le processus organogénique n'est pas essentiellement différent, dans le cas de la formation des dents maxillaires des Sélaciens et des Vertébrés. Il ne s'en distingue que parce que l'organe de l'émail n'est plus simplement une membrane, différenciée *in situ* dans la couche profonde de l'épiderme, mais résulte d'un bourgeon épithélial qui s'enfonce profondément dans le mésenchyme sus-jacent, tandis qu'il demeure suspendu à l'épithélium par un pédicule étroit (fig. 573). Dans la suite, ce bourgeon se creuse en cloche à double paroi, puis se sépare de l'épithélium par l'atrophie de son pédicule, tandis que sa paroi interne fonctionne comme membrane productrice d'émail. C'est alors dans la concavité de cette cloche épithéliale, séparée de

sa matrice épithéliale et plongée en plein mésenchyme, que se forme, comme précédemment, la papille de l'ivoire, avec ses odontoblastes et la calotte d'ivoire qui la recouvre (fig. 573).

β) *Caractères et mode de formation de l'ivoire ou dentine.* — Connaissant à présent les traits principaux du développement organique et les caractères généraux de l'ébauche dentaire, nous devons porter notre attention particulièrement sur l'ivoire et sur sa formation.

Les odontoblastes forment à la surface de la papille mésenchymateuse de l'ivoire une couche de cellules à peu près continue (fig. 574, *o*). Ces cellules, de figure piriforme, sont

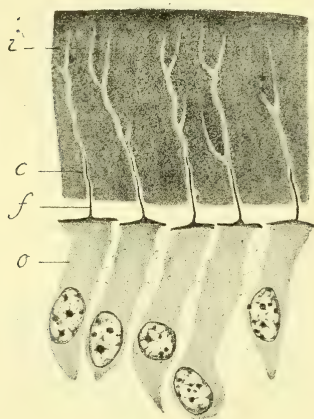


Fig. 574. — *Odontoblastes et ivoire dans la dent d'un Chat nouveau-né.*

o, odontoblastes. — *f*, leurs prolongements ou fibres de Tomes. — *c*, canalicules de l'ivoire. — *i*, substance de l'ivoire. × 500.

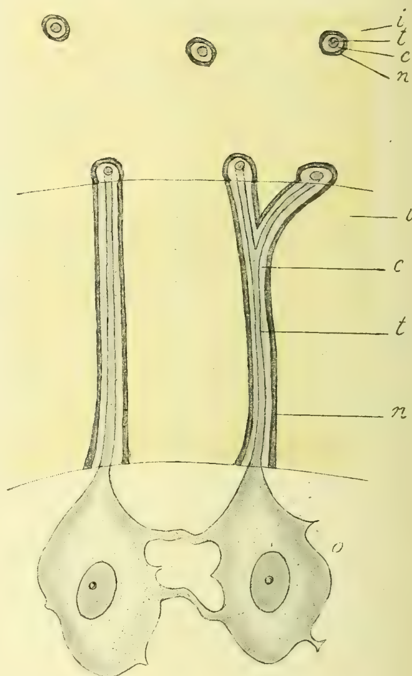


Fig. 575. — *Schéma de la constitution de l'ivoire.*

o, les odontoblastes ; leurs prolongements ou fibres de Tomes, *t*. — En *n*, les gaines de Neumann tapissant les canalicules de l'ivoire *c*. — En *i*, couches successives d'ivoire formées autour des gaines de Neumann. L'ivoire est supposé vu en coupe longitudinale et en coupe transversale.

unies les unes aux autres par des prolongements latéraux, et surmontées chacune, du côté extérieur, par une sorte de plateau duquel s'échappe un prolongement unique d'abord court, puis de plus en plus long, appelé *fibre de Tomes* (*f*). C'est ce prolongement seul qui sera englobé dans la substance dentinienne, contrairement à ce qui se passe dans le tissu osseux, où l'ostéoblaste tout entier est enfoui dans la substance osseuse à laquelle il a donné naissance.

L'ivoire ou dentine, formé par l'odontoblaste, est une substance collagène calcifiée, se composant par conséquent d'une matière collagène de forme fibrillaire et de sels calcaires. Comme la substance fondamentale osseuse, l'ivoire est creusé de cavités. Mais ces cavités, au lieu d'être les unes des espaces étoilés logeant les cellules osseuses, les autres des canalicules contenant des prolongements de ces cellules, se réduisent à des canalicules,

dont l'axe est parcouru par le seul prolongement intradentinien de l'odontoblaste, par la fibre de Tomes. Ces *canalicules dentaires* ou *canalicules de l'ivoire* (*c*) sont parallèles les uns aux autres et perpendiculaires à la surface de la dent, comme les fibres de Tomes qu'ils renferment ; ils émettent sur leur parcours de nombreux conduits collatéraux, très fins, par lesquels ils s'anastomosent entre eux et se terminent par un bouquet de canalicules (fig. 576). La substance fondamentale, ainsi creusée de canalicules, n'est pas homogène. D'abord elle comprend des fibrilles collagènes, qui, d'après v. Ebner, sont disposées non pas parallèlement aux fibres de Tomes, mais perpendiculairement à celles-ci ; ce qui tend à prouver qu'elles ne sont pas dues à une différenciation directe de ces fibres, mais qu'elles se sont formées secondairement dans la substance fondamentale. De plus, cette substance présente, au pourtour des tubes, des caractères particuliers Là, elle n'est pas calcifiée, mais est formée par une matière organique résistante, colorable par les réactifs (« calcoglobuline » des auteurs), qui constitue à chaque tube une paroi différenciée du reste de la substance fondamentale et nommée *gaine de Neumann* (fig. 575, *n*) Déjà, nous avons vu que les chondro plastes, les ostéoplastes et les canalicules qui en partent, et voici qu'ici les canalicules de l'ivoire ont pour paroi immédiate non pas la substance fondamentale pourvue de ses caractères définitifs, mais une membrane spéciale formée d'une matière albuminoïde résistante, véritable gaine-limite de la cavité cartilagineuse, osseuse, ou dentinienne. On se rendrait un compte exact de la constitution de l'ivoire sur des coupes perpendiculaires à la direction des canalicules. Elles montrent dans l'axe de chaque canalicule la section de la fibre de Tomes ; puis un espace vide annulaire, la lumière du canalicule ; en dehors, la gaine de Neumann ; enfin, entre les



Fig. 576. — *Ivoire d'une incisive de l'Homme montrant les canalicules dentaires.*

Ces canalicules ont été remplis par une solution colorée; on voit les troncs principaux, leurs ramifications et anastomoses latérales, leurs ramuscules terminaux. × 370. D'après une préparation de St. Maziarski.

gaines de Neumann, comblant les intervalles qui les séparent, la substance fondamentale collagène et calcifiée elle-même, l'ivoire proprement dit (fig. 575).

Quant à la nature précise du processus par lequel l'ivoire se forme, nous retrouvons ici les deux opinions différentes qui ont voulu expliquer la production de la substance fondamentale de l'os. Les uns, en effet (Kölliker, Lent, Legros et Magitot), ont considéré la substance fondamentale de l'ivoire comme le résultat d'une sécrétion déposée par l'odontoblaste, par la voie de la fibre de Tomes servant en quelque sorte de conducteur au matériel à sécréter. Pour d'autres auteurs (Waldeyer, Boll, Beale et surtout Tomes), l'ivoire est le produit de la métamorphose des couches périphériques de la fibre de Tomes, qui de dedans en dehors se transformeraient d'abord en substance de la gaine de Neumann, puis en véritable ivoire ; la substance de la gaine-limite serait ainsi, comme pour le cartilage et pour l'os, le premier état du protoplasme transformé (fig. 575).

γ) *Variétés de dentine.* — Il n'y a pas une seule sorte de dentine, mais plusieurs. Nous avons laissé entendre que l'ivoire n'était pas un tissu absolument à part, mais qu'il se reliait par des formes intermédiaires au tissu osseux et aux autres tissus collagènes. La *dentine véritable*, celle que nous avons décrite, est caractérisée par l'absence de cellules, mais par la présence de leurs prolongements ; elle l'est aussi par l'existence de canalicules, par le manque de vaisseaux. Il y a d'autres sortes de dentine chez lesquelles les caractères structuraux ne sont plus les mêmes. La *fibro-dentine* qui forme le socle de la dent des Amphibiens (O. Hertwig), la racine de la dent venimeuse des Reptiles (Kathariner), dépourvue de canalicules, est abondamment fibrillée. La *vaso-dentine* se distingue de la véritable dentine parce qu'elle est parcourue par des vaisseaux sanguins. L'*ostéo-dentine*, dont la substance fondamentale offre les caractères de la dentine vraie, se sépare de celle-ci et se rapproche du tissu osseux par la présence de corpuscules osseux renfermant les scléroblastes formateurs. Ces formes variées de l'ivoire, qui établissent un passage au tissu osseux et aux autres tissus collagènes, montrent une fois de plus qu'il n'y a pas entre toutes ces espèces histologiques de ligne de démarcation tranchée.

LIVRE IX

MULTIPLICATION DES CELLULES

La découverte de la multiplication cellulaire représente l'une des plus importantes conquêtes de la science biologique moderne. L'étude de ce phénomène complexe dans toute la série des êtres vivants a fait admettre cette loi générale que toute cellule provient toujours d'une cellule préexistante, et a fait disparaître l'ancienne et célèbre hypothèse de la néogenèse des cellules au sein d'un blastème formateur. Dans l'organisme adulte, ce processus détermine la régénération des éléments usés par le travail physiologique qu'ils ont à fournir ; au début et au cours de l'ontogenèse, il est plus important encore : il sépare de l'individu-mère les produits sexuels, sélectionne la substance héréditaire, et partage cette dernière, une fois la fécondation opérée, dans les générations-filles successives. Il représente donc le facteur essentiel de la régénération des cellules, comme celui du développement et de l'hérédité (Wilson).

Parmi les pionniers de la science biologique qui ont abordé l'étude de la structure élémentaire des tissus et cherché à élucider la genèse des cellules, nous rappellerons surtout Schleiden et Schwann, qui, vers 1838, admettent la néoformation des cellules au sein des liquides organiques, où elles s'édifient à la manière des cristaux dans une solution saline sursaturée. Le nucléole se précipite le premier ; puis, autour de lui, le noyau et la masse cellulaire se différencient successivement. Schleiden désigne sous le nom de *cytoblastème* ce liquide formateur et sous le nom de *cytoblaste* le noyau cellulaire, centre d'organisation de la cellule. Cette théorie fut admise par un grand nombre de biologistes et entre autres par Robin ; mais des observations plus rigoureuses ne tardent pas à la faire considérer

comme une simple vue de l'esprit. En 1846, un botaniste, Hugo Mohl, affirme que les cellules végétales proviennent toujours par division de cellules préexistantes, et Noegeli, Bischoff, Reichert, Coste, Koelliker, confirment cette manière de voir. Remak, en 1841, a constaté le premier d'une manière précise un phénomène de division cellulaire. Dans les cellules nucléées du sang de l'embryon, il a vu que le noyau s'étrangle en son milieu, prend la forme d'un biscuit, puis d'un haltère et se scinde en deux noyaux-filles ; le corps cellulaire subit ensuite la même division et à la place d'un seul élément on en peut observer deux nouveaux. Cette observation de division cellulaire, désignée sous le nom de *division directe*, a été confirmée par un grand nombre de biologistes, entre autres par Virchow. « Ce fut le signal d'une réaction contre l'ontogenèse des cellules aux dépens d'un blastème formateur, et c'est à cette époque que Virchow put proclamer son fameux aphorisme : *Omne cellula a cellula*, imité de l'aphorisme non moins célèbre de Harvey : *Omne vivum ex vivo* » (Mathias Duval).

Des recherches ultérieures, surtout celles de Reichert, Balbiani, Bütschli, Schleicher, Strasburger, van Beneden, Carnoy, ont contribué à faire connaître le mécanisme d'un nouveau mode de division cellulaire. Ce mode de division, extrêmement compliqué, désigné sous le nom de *caryocinèse* (Schleicher, 1878), de *cytodiérèse* (Henneguy) s'accompagne de transformations multiples dans le cytoplasme et surtout dans le noyau des cellules. Il a été nettement élucidé à la suite des belles recherches de Flemming (1878). Les observations de cet auteur ont été le point de départ de nombreux travaux qui ont vérifié puis étendu ses découvertes et précisé en même temps, grâce aux méthodes techniques de plus en plus perfectionnées employées par les cytologistes, les différentes manières d'être de la cytodiérèse. Une première conclusion s'est dégagée de toutes ces recherches : la division directe, considérée tout d'abord comme un processus général, représente en réalité un processus exceptionnel, et la cytodiérèse doit être envisagée comme le mode fondamental de la multiplication cellulaire, dans le règne végétal comme dans le règne animal, dans les tissus normaux comme dans les tissus pathologiques. Son extrême importance s'est accrue encore depuis que l'on a analysé son merveilleux mécanisme dans la préparation des produits sexuels, et depuis qu'on l'a reconnue comme le mode essentiel de multiplication et de croissance dans toute la série phylogénétique. Aussi, selon la belle expression de Virchow, représente-t-elle « la loi immuable du développement continu des êtres vivants. »

CHAPITRE PREMIER

Description des principaux types de cytodiérèse.

Article premier. — LA CYTODIÉRÈSE CHEZ LES MÉTAZOAIRES.

La *cytodiérèse* (1) ou *division indirecte* des cellules, encore appelée *caryocinèse* (Schleicher), *mitose* (Flemming), *cinèse* (Carnoy), se manifeste par une série de phénomènes complexes qui se passent à peu près simultanément dans le noyau et dans le cytoplasme, et qui ont pour résultat essentiel le partage intégral de la substance du noyau-mère dans les deux noyaux-filles.

Le mécanisme de la mitose, tout à la fois d'une complexité extraordinaire et d'une précision remarquable, semble à priori devoir être homologue dans les différentes sortes de cellules. Mais les études approfondies réalisées sur les éléments les plus divers ont montré qu'il existe des différences notables dans la manière d'être de ce processus, dont les manifestations sont suffisamment divergentes pour demeurer irréductibles à un schéma unique. Il n'existe donc pas un type, mais des types de cytodiérèses, si polymorphes et si nombreux qu'il est difficile d'en établir une classification logique ; aussi n'y a-t-il pas lieu, semble-t-il, de poser la question des variations de la mitose, ces dernières étant à peu de chose près aussi nombreuses que les processus considérés comme typiques. Si l'on cherche un substratum à une semblable classification, tout artificielle qu'elle puisse être, il semble qu'on doive le trouver dans l'origine et la manière d'être du fuseau qui représente, pour ainsi dire, le « squelette » de la figure de division, et donne à cette dernière son habitus spécifique. Nous plaçant à ce point de vue, nous décrirons trois types principaux de divisions, selon que le fuseau s'édifie aux dépens : ou d'une *centrodesmose* étendue entre les corpuscules centraux, ou des deux régions astériennes orientées vers le noyau, ou de la charpente achromatique nucléaire. Il est évident qu'à côté de ces types principaux, il en existe un grand nombre d'autres qui leur sont plus ou

(1) Nous emploierons le terme *cytodiérèse* (Henneguy) de préférence au terme *caryocinèse*, bien que ce dernier soit pour ainsi dire consacré par l'usage. Le premier a l'avantage de s'appliquer aux processus de division indirecte qui se passent dans toute la celulle, tandis que le second définit seulement les processus nucléaires.

moins analogues. Cette première étude analytique va nous permettre de mettre en évidence les principales manières d'être de la cytodiérèse et les organes qui apparaissent dans une cellule pendant son travail cinétique ; il sera facile ensuite d'étudier ceux-ci en particulier et d'insister sur les principales questions théoriques qui se posent à leur sujet.

Pour la commodité de la description et avec la majorité des auteurs, nous distinguerons dans la mitose quatre phases successives ; celles-ci représentent naturellement des divisions artificielles, les phénomènes mitotiques se suivant d'une manière continue. Ce sont :

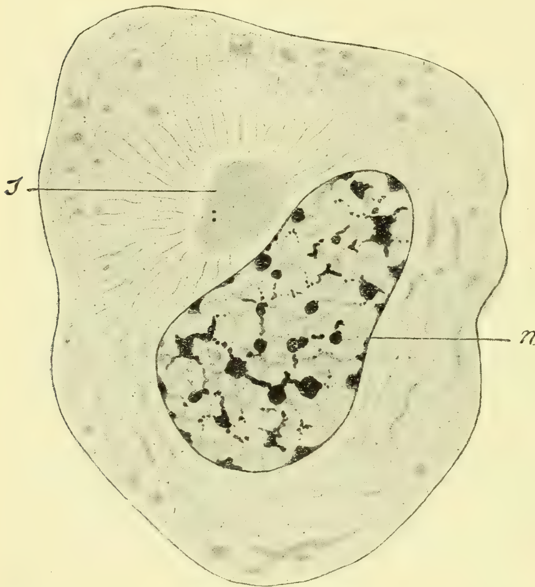


Fig. 577. — *Grosse spermatogonie de* Salamandra maculosa L. La chromatine du noyau au repos est distribuée irrégulièrement à la surface du réticulum de linine. A côté du noyau *n*, se trouve une masse sombre, la sphère ou idiozome *s*, dans laquelle on remarque deux grains noirs. Ce sont les corpuscules centraux. × 1.500.

1° La *prophase*, ou phase préparatoire à la division ;

2° La *métaphase* ou *métacinèse*, pendant laquelle les éléments du noyau se mettent en place pour la division ultérieure ;

3° L'*anaphase*, au cours de laquelle le matériel nucléaire est distribué aux deux futures cellules-filles ;

4° La *télophase*, pendant laquelle les deux cellules-filles se séparent l'une de l'autre et retournent à l'état de repos cellulaire (1).

A. Cytodiérèses à fuseau d'origine centrodesmotique. — L'exemple le plus frappant de ce genre de cytodiérèses nous est fourni par les cellules sexuelles de *Salamandra maculosa ;* cet objet s'impose tout d'abord à notre attention, non seulement à cause de la précision et de la beauté des images fournies par les éléments de ce Batracien, mais aussi parce qu'elles ont

(1) J.-B. Carnoy distingue seulement deux phases fondamentales dans la cytodiérèse :

1° La première s'étend depuis les premiers mouvements qui se manifestent dans le noyau jusqu'à la formation de la couronne équatoriale : c'est la *prophase* de Strasburger.

2° La deuxième s'étend depuis la dislocation de la couronne équatoriale jusqu'à l'élaboration des deux noyaux-filles. Elle comprend la métaphase et l'anaphase de Strasburger, plus la télophase. Carnoy divise cette deuxième phase en deux étapes :

a) La formation des couronnes polaires : métaphase et première partie de l'anaphase ;

b) La reconstitution des noyaux-filles à l'état statique : deuxième partie de l'anaphase et télophase.

servi de base aux recherches historiques de W. FLEMMING, recherches qui ont été l'origine de la plupart des travaux parus à ce sujet.

1° *Prophase.* — Dans les grosses spermatogonies de *Salamandra maculosa*, la chromatine nucléaire se trouve distribuée sous la forme de granulations plus ou moins volumineuses à la surface du réticulum lininien (fig. 577). Cette chromatine subit de nombreuses transformations physiques et chimiques dès le début de la prophase : sa masse augmente considérablement et se colore d'une manière beaucoup plus intense par les matières tinctoriales basiques ; les anastomoses établies entre les différentes mailles du réticulum disparaissent peu à peu, les grains chromatiques se soudent les uns aux autres et donnent naissance à un filament continu et pelotonné. FLEMMING désigne cette figure sous le nom de *spirème* (fig. 578). Dans les spermatocytes, ce spirème se divise transversalement en une série de segments désignés sous le nom de *chromosomes* (WALDEYER), *segments nucléaires* (O. HERTWIG), *anses* ou *bâtonnets chromatiques* (fig. 579). La membrane nucléaire disparaît ensuite, et le contenu nucléaire se mélange avec le cyto-

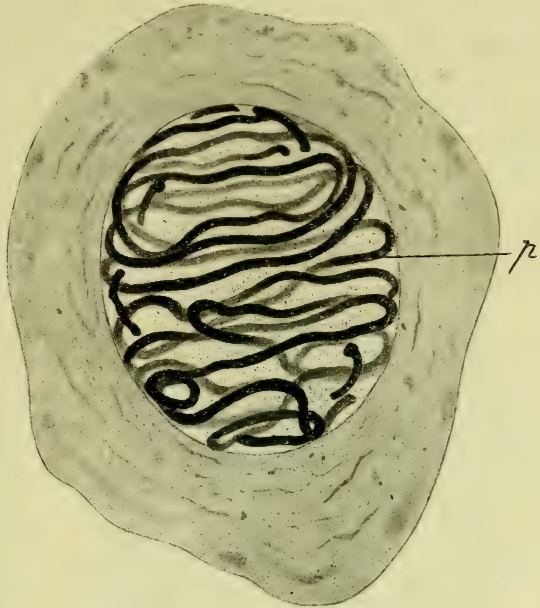


FIG. 578. — *Grosse spermatogonie de* Salamandra maculosa L. *au stade spirème.*

La chromatine s'est disposée suivant un filament continu et pelotonné *p*. × 1.500.

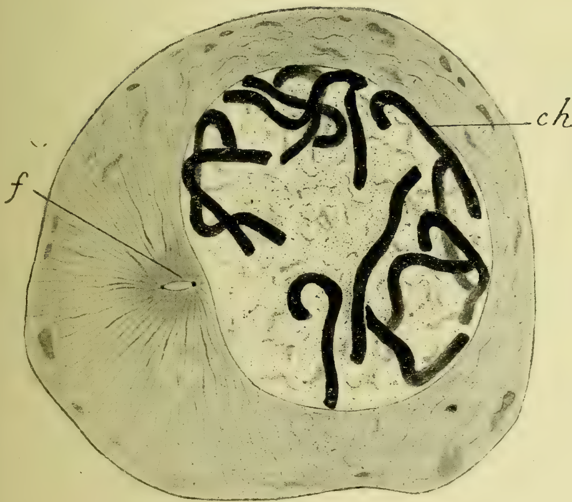


FIG. 579. — *Spermatogonie de la Salamandre.*

Le spirème s'est divisé transversalement en une série de chromosomes diversement enlacés les uns avec les autres *ch*. A côté du noyau, les deux centrosomes se sont écartés l'un de l'autre ; entre eux se distingue un pont clair limité latéralement par deux bords foncés et linéaires. C'est l'ébauche du fuseau *f*. Tout autour de ces formations irradient de fins filaments cytoplasmiques qui constituent le premier rudiment de la figure astérienne. × 1.500.

plasma. A cette division transversale des chromosomes succède un clivage longitudinal qui détermine la genèse de bâtonnets jumeaux. Ces chromosomes dédoublés sont fermés à leurs deux extrémités dans les spermatocytes, comme si la scission longitudinale n'avait pas atteint ces extrémités, ou comme si, après une scission complète, elles s'étaient soudées à nouveau (fig. 580) (MEVES). En même temps, ils se tassent au niveau du pôle du noyau opposé à la sphère attractive, dont nous verrons plus loin la signification.

D'autres phénomènes compliqués se sont réalisés simultanément dans le cytoplasme. Au début de la prophase, on aperçoit à côté du noyau une masse sombre et assez irrégulière ; c'est la *sphère* ou *idiozome* (MEVES) qui n'a aucun rapport avec la cytodiérèse ; elle disparaît en effet peu à peu. A l'intérieur de l'idiozome et à côté du noyau, on observe deux corpuscules qui retiennent énergiquement les colorants nucléaires ; ce sont les *corpuscules centraux* ou *centrosomes* (fig. 577). Des irradiations, d'abord peu développées, apparaissent bientôt autour de ces derniers ; puis elles augmentent de longueur et de volume et atteignent la périphérie cellulaire. Le noyau s'écarte progressivement du centre de la cellule ; il paraît être repoussé par leur croissance rapide et cède la place à l'élégante figure radiée qui se développe à ses côtés et que l'on désigne sous le nom d'*aster*.

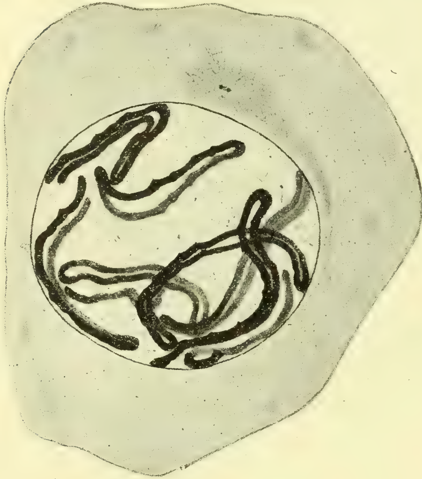


FIG. 580. — *Spermatocyte de premier ordre de Salamandre.*
Fissuration longitudinale des chromosomes. × 1.200.

Les deux corpuscules centraux s'éloignent bientôt l'un de l'autre, et la ligne qui les réunit peut être orientée sur la surface du noyau d'une manière quelconque ; puis elle se dispose parallèlement à la membrane nucléaire. Une sorte de bande claire semble réunir ces deux corpuscules : c'est la *centrodesmose*. Celle-ci prend à peu près la forme d'un tonnelet ou d'un fuseau hyalin à bords nets : elle représente l'ébauche du *fuseau central* (F. HERMANN). (fig. 581, A). D'autre part, l'aster devient à ce moment dicentrique, et ses irradiations constitutives s'orientent vers les corpuscules qui se trouvent aux sommets du fuseau ; en même temps, les fibrilles lininiennes du noyau convergent peu à peu vers les corpuscules centraux, paraissent s'insérer sur ces derniers, et les mettent ainsi en connexion directe avec les segments chromatiques. Ces fibrilles s'accroissent, se régularisent progressivement et repoussent les chromosomes au niveau du pôle nucléaire opposé à l'ébauche du fuseau central (FLEMMING, MEVES, NIESSING). Elles constituent les futures *fibres du manteau.*

Au fur et à mesure que les corpuscules centraux s'écartent l'un de l'autre, l'ébauche du fuseau central augmente de dimensions, se renfle en son milieu, et différencie dans sa masse un grand nombre de minces filaments ; ce sont les *fibres du fuseau central* (fig. 581, B). Celui-ci s'étend peu à peu et prend un développement colossal si l'on compare ses dimensions avec celles de la centrodesmose originelle ; il est dès lors constitué par un grand nombre de fibres convergeant vers les corpuscules qui occupent ses sommets et qui sont désignés sous le nom de *corpuscules polaires.*

La *mise au fuseau des chromosomes* se réalise à ce moment. La manière d'être des chromosomes varie considérablement selon la génération cellulaire que l'on étudie à ce point de vue chez la Salamandre. Dans les sper-

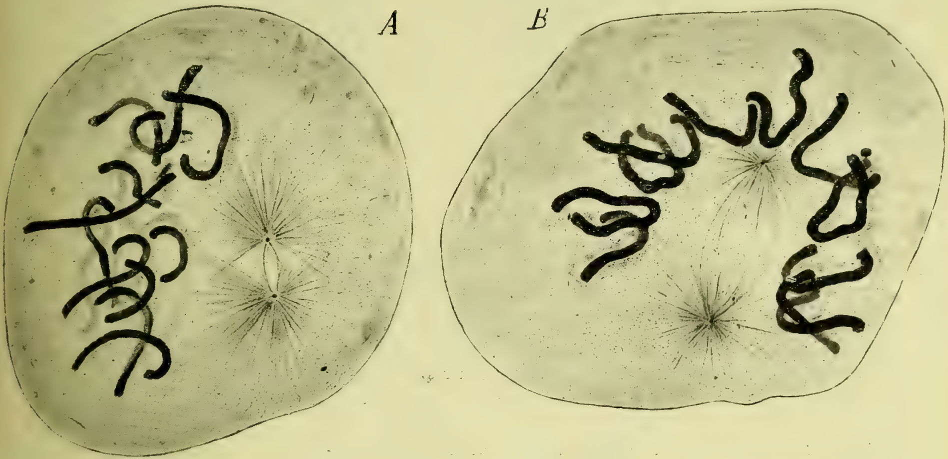


Fig. 581

A, grosse spermatogonie de Salamandre. La membrane nucléaire a disparu et les chromosomes sont disséminés dans le cytoplasme, au niveau de l'aire nucléaire. Entre les corpuscules centraux se trouve une figure fusiforme, d'aspect clair : c'est l'ébauche du fuseau central. Autour des centrosomes sont centrés un grand nombre de filaments achromatiques : ce sont les asters.— B, ébauche du fuseau central plus développée ; dans sa masse se différencient un grand nombre de fibres, les futures fibres du fuseau central. × 1.200.

matogonies, ils se segmentent de bonne heure dans le sens longitudinal, se séparent les uns des autres, se recourbent en forme de V et viennent se placer deux par deux autour du fuseau, en appuyant leurs sommets sur ses fibres constitutives et en dessinant ainsi une double couronne au niveau de son équateur (fig. 582, A). On voit bien cet aspect sur une vue de face comme celle qui est représentée dans la figure ci-contre (fig. 582, B). Dans les spermatocytes, la segmentation longitudinale est incomplète ; les chromosomes demeurent attachés les uns aux autres par leurs extrémités et figurent des losanges allongés et irréguliers qui s'appliquent sur le fuseau suivant leur longueur ; la partie moyenne de l'anse formée par chaque chromosome est orientée vers le pôle, et leur point d'union se trouve situé au niveau de l'équateur fusorial (fig. 583). Flemming a désigné le premier mode de division sous le nom de *mode homœotypique*, et le second sous celui de mode *hétérotypique*. D'après l'explication généralement adoptée sur la *mise au fuseau* des chromosomes, ceux-ci sont attirés autour de

l'équateur fusorial par la traction des fibres du manteau, qui se raccour-

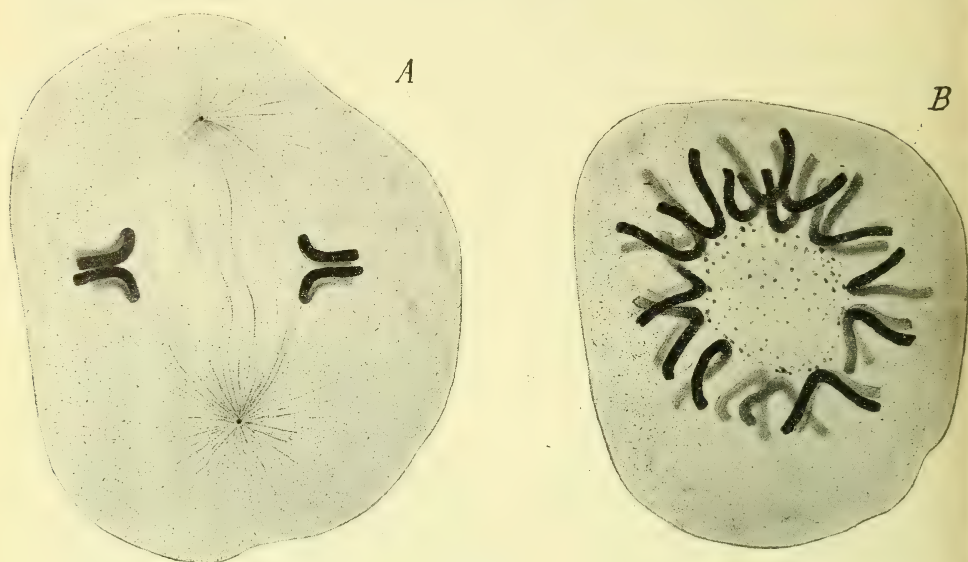


Fig. 582.

A, grosse spermatogonie de Salamandre. Etude de la plaque équatoriale. Pour faire mieux comprendre les rapports des chromosomes avec le fuseau central, on a représenté seulement deux doubles chromosomes vus de profil. — B, plaque équatoriale vue de face. Au centre de la figure on observe un grand nombre de points qui représentent la coupe des fibres du fuseau central. Autour de cette zone se trouvent les chromosomes en forme de V, dont les sommets sont orientés vers la périphérie du fuseau central. × 1.200.

cissent peu à peu, entourent à la manière d'un cône filamenteux les deux moitiés du fuseau central et entraînent ainsi les segments chromatiques sur lesquels elles sont primitivement attachées (Flemming, Reinke, Hermann, Meves, Niessing).

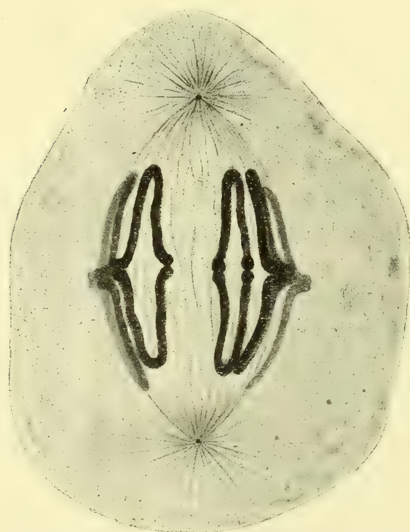


Fig. 583. — *Spermatocyte de premier ordre de Salamandre; mode de division hétérotypique* (Flemming).

Les chromosomes ne sont pas fissurés complètement, demeurent attachés les uns aux autres par leurs extrémités et sont appliqués sur le fuseau suivant toute leur longueur. × 1.200.

2° *Métaphase.* — La cytodiérèse entre dans une phase nouvelle appelée métaphase, quand elle est arrivée à ce stade de son évolution. La figure mitotique présente alors une disposition caractéristique. Son axe est constitué par le fuseau central, dont les nombreuses et fines fibrilles, directes ou légèrement flexueuses, réunissent l'un à l'autre les deux corpuscules polaires : ce sont les *filaments continus* ou *fibres bipolaires.* Autour de l'équateur du fuseau sont disposés les chromosomes, qui for

ment, comme nous l'avons vu, une double couronne régulière ; c'est la *couronne équatoriale* (Flemming), ou *aster chromatique* (Carnoy).

Au niveau des sommets du fuseau, on observe les figures polaires. Chacune d'elles est constituée par un corpuscule polaire, à partir duquel irradient les filaments astériens et les *fibres achromatiques du manteau*. Difficiles à distinguer des filaments astériens avec lesquels elles se confondent progressivement, ces fibres entourent immédiatement le fuseau central et s'attachent sur les chromosomes. On donne encore à leur ensemble le nom de *couche palléale du fuseau* ou de *fibres des demi-fuseaux* (*Halbspindelfasern*). Nous ferons observer à ce sujet que les fibres de la figure fusoriale ont une double origine, une origine cytoplasmique pour les fibres du fuseau central et une origine surtout nucléaire (filaments lininiens) pour les fibres du manteau (fig. 584).

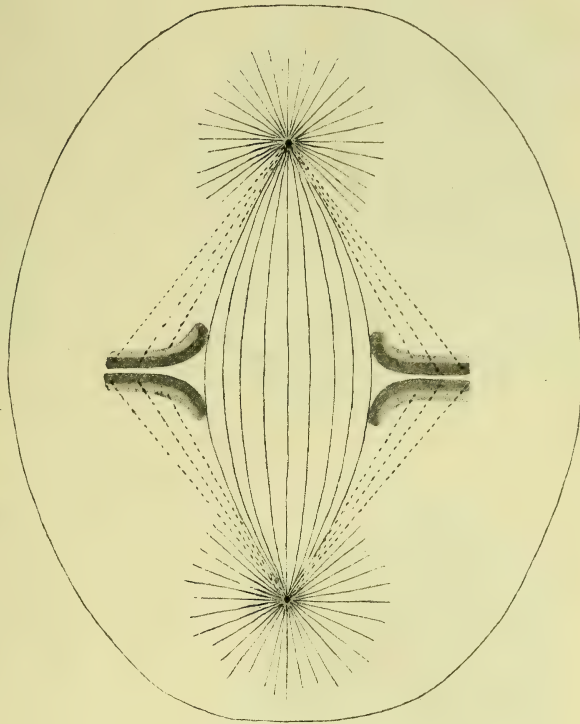


Fig. 584. — *Métaphase.* Figure schématique.
Aux sommets du fuseau central on distingue les corpuscules polaires avec leurs irradiations astériennes. Les fibres du manteau, en pointillé, s'insèrent sur les chromosomes de la couronne équatoriale.

3° *Anaphase.* — Pendant l'anaphase, les anses jumelles se séparent et exécutent un mouvement ascensionnel vers les pôles. La couronne équatoriale est alors dédoublée en deux *couronnes-filles* ou *étoiles-filles*, qui représentent une figure désignée sous le nom de *dyaster* (Flemming), ou de *double couronne polaire* (Carnoy) (fig. 585, A). Les étoiles-filles arrivent aux extrémités du fuseau central quand l'ascension polaire est terminée, les anses regardant par leurs sommets vers le corpuscule polaire correspondant. Ces anses montrent aussitôt, dans les spermatocytes de premier ordre, une division longitudinale précoce que l'on peut considérer comme une préparation à la division suivante (Flemming, Meves). Puis cette division longitudinale s'efface et devient indistincte au stade suivant. D'autre part, l'accroissement du fuseau continue peu à peu et persiste pendant l'anaphase chez les spermatogonies ; ces cellules s'accroissent en longueur, mais d'une manière insuffisante pour loger les fibres fusoriales qui prennent une forme plus ou moins ondulée (fig. 585, B).

4° *Télophase.* — La reconstitution des noyaux-filles se réalise pendant la télophase. Les anses chromatiques perdent leur configuration régulière, s'enlacent les unes avec les autres, se fusionnent bout à bout et donnent naissance à deux figures pelotonnées ou *spirèmes-filles* semblables au spi-

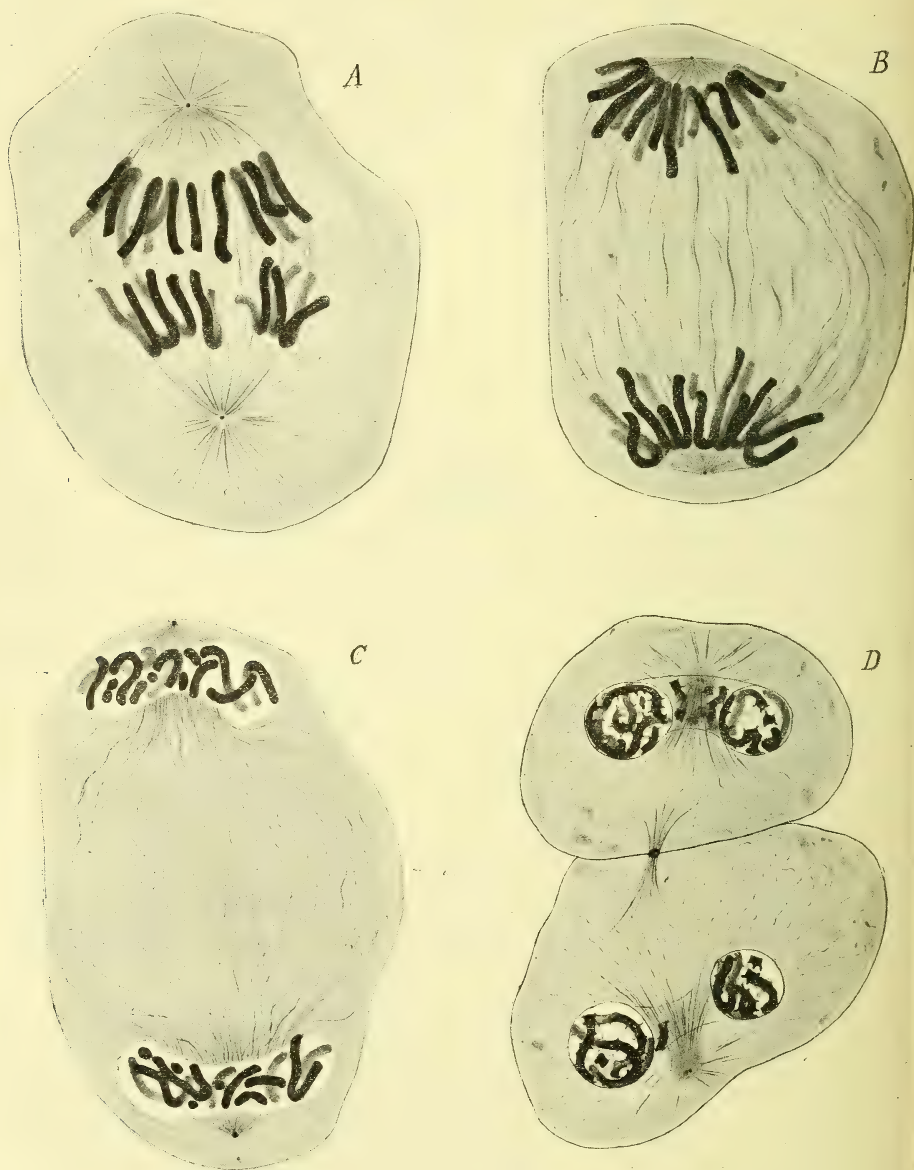


Fig. 585. — *Grosses spermatogonies de Salamandre. Anaphase et télophase.*

A, la couronne équatoriale est dédoublée en deux couronnes-filles dont les chromosomes constitutifs commencent leur mouvement d'ascension polaire. — B, les chromosomes ont termin leur mouvement d'ascension polaire ; les fibres du fuseau central se sont considérablement accrues et ont pris une forme ondulée. — C, stade initial de la reconstitution des noyaux. — D, les noyaux sont reconstitués et entourés de leur membrane d'enveloppe ; ils ont pris la forme de fers à cheval dans la concavité desquels se localisent les corpuscules centraux déjà dédoublés, et un amas protoplasmique produit sans doute par la condensation des irradiations astériennes. C'est la sphère ou idiozome. × 1.200.

rème de la cellule-mère. C'est la figure du *dispirème* (Flemming). Puis chacun de ces spirèmes s'entoure d'une membrane ; le réticulum chromatique caractéristique de l'état de repos cellulaire se reconstitue ; les nucléoles réapparaissent et se développent peu à peu dans le caryoplasma.

Les irradiations astériennes s'atténuent en même temps et deviennent indistinctes dans la plupart des divisions ; un corps particulier, sphère ou idiozome (Meves), se reforme peu à peu et se localise avec le ou les corpuscules centraux dans une échancrure du noyau qui présente un aspect en fer à cheval plus ou moins régulier (fig. 585, C et D).

La division du corps cellulaire ou *plasmodiérèse* commence à se manifester au moment où les deux étoiles-filles sont parvenues à leur situation polaire. Un sillon, d'abord peu profond et orienté perpendiculairement sur l'axe qui réunit les centrosomes, apparaît au niveau de la région cellulaire équatoriale. Ce sillon s'accentue de plus en plus, puis étrangle le faisceau des fibres fusoriales, qui prend la forme d'une gerbe nouée en son milieu ; des épaississements allongés en nombre variable se différencient sur ces fibres. Quand l'étranglement cellulaire est très avancé, ces épaississements se fusionnent en un corps très colorable désigné sous le nom de *corps intermédiaire* de Flemming (fig. 585, D). Celui-ci demeure en général entre les deux cellules-filles, une fois la plasmodiérèse terminée, puis se résorbe et disparaît rapidement ; le résidu fusorial lui aussi s'efface peu à peu.

Ce type de division cellulaire se caractérise donc par la genèse d'un fuseau central aux dépens d'une ébauche minuscule qui se différencie entre les corpuscules centraux et s'accroît d'une manière considérable au fur et à mesure que ces corpuscules s'écartent l'un de l'autre ; par l'existence de fibres fusoriales continues ou bipolaires ; par la présence de fibres palléales qui unissent les corpuscules polaires aux chromosomes ; par la disposition des anses chromatiques en couronne autour de l'équateur fusorial. Ce type cytodiérétique, retrouvé dans un grand nombre de cellules, surtout chez les Batraciens et aussi dans les divisions de certains œufs en maturation et en segmentation (Mollusques), s'écarte sous beaucoup de rapports d'un autre type de division, dans lequel nous allons assister à une origine également cytoplasmique des fibres fusoriales, mais dans lequel ces fibres représentent deux régions différenciées des asters. L'exemple le plus frappant de cette disposition nous est fourni par les mitoses des gros blastomères des Salmonides, spécialement bien étudiées par Henneguy et par His.

B. **Cytodiérèses à fuseau d'origine astérienne.** — Pendant les quatre ou cinq jours qui suivent la fécondation, les blastomères du disque germinatif de la Truite sont en voie de multiplication active et montrent facilement et en grand nombre tous les stades de la cytodiérèse. Le noyau de ces cellules, situé dans un cytoplasme abondant, renferme un peloton chromatique constitué par un certain nombre de chromosomes allongés et grêles. Dès les premiers stades de la prophase, les centres cinétiques se placent aux deux pôles opposés du noyau et montrent une structure complexe (fig. 586, A). On y distingue le corpuscule central, représenté par un seul granule arrondi et de petite taille, ou par plusieurs granulations de taille différente et disposées suivant une ligne orientée en sens perpendiculaire au grand axe du

noyau (Henneguy, dans les gros blastomères). Ce corpuscule central est enveloppé dans une masse cytoplasmique arrondie, désignée sous le nom de *sphère attractive* (Van Beneden); elle est constituée par une zone centrale claire et finement granuleuse et par une zone externe plus grossièrement granuleuse et plus colorée que la précédente. La première répond à la *zone médullaire* et la seconde à la *zone corticale* que Van Beneden a découvertes et décrites dans les divisions des blastomères chez *Ascaris megalocephala*. His les désigne sous les noms d'*aire transparente* et d'*aire opaque*. Un grand nombre d'irradiations astériennes (*aire radiée* de His) divergent à partir de la zone corticale, s'étendent fort loin dans le corps cellulaire et se continuent, au niveau de leurs extrémités, avec le réticulum cytoplasmique (*aire*

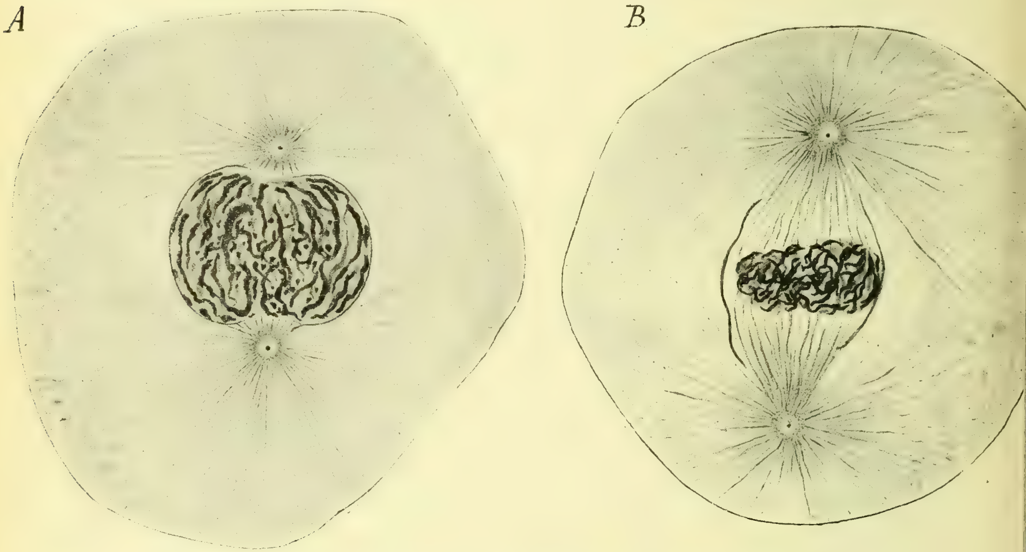


Fig. 586. — *Blastomères du disque germinatif de* Trutta fario L. 3 *jours après la fécondation. Prophase*
A, les centres cinétiques se sont localisés au niveau des deux pôles opposés du noyau. La chromatine de ce dernier se trouve au début de la constitution des chromosomes. Dans les centres cinétiques on distingue au centre un point noir, le corpuscule central ; tout autour de lui, une zone claire : zone médullaire de la sphère attractive ; puis une zone plus foncée : zone corticale de la sphère attractive; puis enfin les irradiations astériennes. — B, les irradiations astériennes orientées vers le noyau pénètrent dans ce dernier après avoir fait disparaître vis-à-vis d'eux la membrane nucléaire. Les chromosomes sont peu à peu repoussés vers l'équateur cellulaire. × 1.200.

réticulée de His). Ce nouvel objet nous montre donc avec netteté les principaux caractères morphologiques de la sphère attractive, formation importante de la figure cytodiérétique que les cellules de la Salamandre ne nous permettaient pas d'analyser (fig. 586, A).

Pendant l'édification des chromosomes à l'intérieur du noyau, les filaments astériens orientés vers ce dernier s'épaississent, s'accroissent, et invaginent devant eux la membrane nucléaire; celle-ci disparaît vis-à-vis des pôles (fig. 586, B), puis s'efface totalement. Les filaments astériens pénètrent ensuite dans le noyau, repoussent les chromosomes vers l'équateur cellulaire, arrivent en contact et s'anastomosent les uns avec les autres. Le fuseau est donc constitué de filaments continus d'un pôle à l'autre (Henneguy). Le

clivage longitudinal des chromosomes se produit à ce moment; ils sont distribués non pas en couronne, mais suivant une *plaque équatoriale* dédoublée; ils sont plus nombreux à la périphérie qu'au centre de cette plaque (fig. 587, A).

L'anaphase et la télophase se réalisent comme dans la division précédente. Les chromosomes se rapprochent de plus en plus des pôles, et constituent non pas deux couronnes polaires, mais deux *plaques polaires*. Celles-ci sont réunies par une série de filaments achromatiques parallèles, qui se développent entre elles au fur et à mesure de leur écartement. Ce sont les *filaments connectifs* ou *réunissants* (fig. 587, B). Les corpuscules polaires se dédoublent pendant l'anaphase, marquant ainsi le début de la division ultérieure; les corpuscules-filles s'éloignent ensuite l'un de l'autre en sens tangentiel. Chacun d'eux s'entoure d'une aire claire et d'un petit système radié; autrement dit, chacun d'eux devient le centre de formation d'une sphère attractive-fille; la sphère attractive-mère se dilate de plus en plus et finit par disparaître (fig. 588, A).

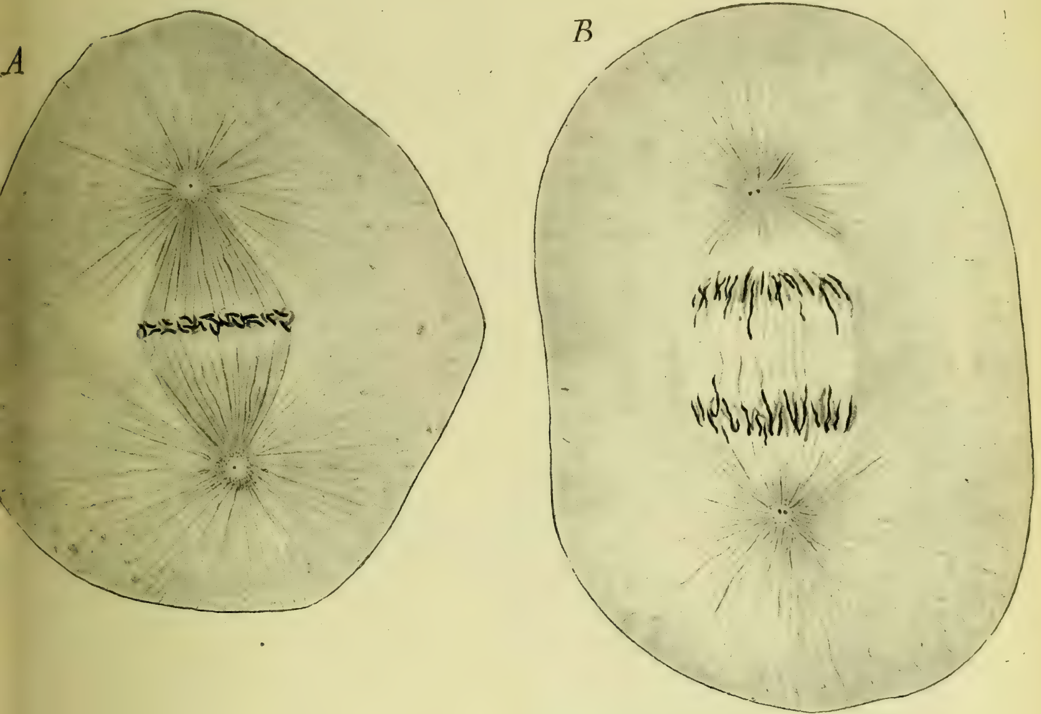


Fig. 587. — *Blastomères de* Trutta fario L.

A, métaphase. Le fuseau est définitivement constitué ; les chromosomes sont réunis au niveau de la région médiane de ce dernier suivant une plaque équatoriale. — B, anaphase. Stade de la double plaque polaire dont les chromosomes constitutifs sont réunis par des filaments achromatiques appelés filaments connectifs ou réunissants. × 1.200.

Les noyaux-filles se reconstituent à l'intérieur des sphères attractives-mères. Les chromosomes des couronnes polaires, parvenus à leur intérieur, se gonflent et se transforment en vésicules; celles-ci s'accolent les unes

contre les autres et donnent naissance à un noyau vésiculeux et lobé aux pôles duquel viennent se placer les centres cinétiques. La régression du fuseau, la différenciation des corpuscules intermédiaires et la plasmodiérèse (fig. 588, B) se réalisent essentiellement comme dans la division précédente.

L'étude de la cytodiérèse chez la Truite nous a donc appris les carac-

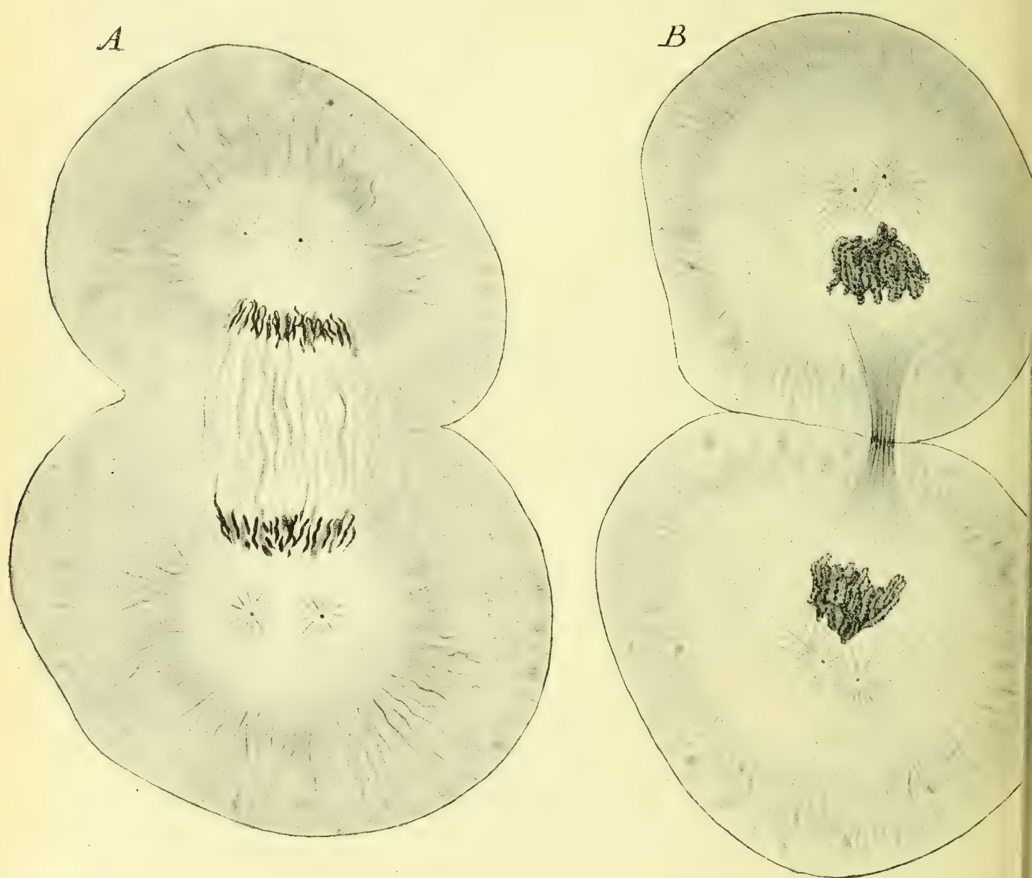


Fig. 588. — *Blastomères de* Trutta fario L.

A, fin de l'anaphase. Les sphères attractives de la cellule-mère se sont considérablement dilatées ; à l'intérieur de chaque sphère attractive, les deux corpuscules centraux-filles se sont écartés l'un de l'autre, et autour de chacun d'eux se différencie une nouvelle sphère et un nouvel aster. — B, télophase. Reconstitution des noyaux à l'intérieur des sphères attractives-mères. Résidu fusorial et corpuscule intermédiaire. × 1.200.

tères morphologiques de la sphère attractive, la genèse du fuseau aux dépens des deux régions astériennes situées vis-à-vis du noyau, la non-existence d'un fuseau central et de fibres périphériques palléales, l'existence de fibres unitives tendues entre les deux plaques polaires, la disposition des chromosomes non pas en couronne, mais suivant une plaque qui s'étend sur toute la région équatoriale du fuseau.

Dans une troisième variété de mitoses, nous allons rencontrer un mode de division qui s'éloigne plus encore du type décrit chez la Salamandre et dont la caractéristique essentielle, du moins au point de vue où nous nous

sommes placés ici, consiste dans la différenciation du fuseau aux dépens de la charpente achromatique nucléaire. Nous prendrons pour exemple les mitoses des magnifiques cellules séminales de certains Myriapodes, comme le *Lithobius forficatus* et la *Scolopendra cingulata*.

C. **Cytodiérèses à fuseau d'origine nucléaire.** — Chez *Scolopendra cingulata* et *Lithobius forficatus*, la cytodiérèse des spermatocytes de premier ordre se passe de la manière suivante : Dès le début de la prophase, deux centres cinétiques apparaissent dans le cytoplasme, à côté du noyau. Chacun d'eux est constitué par un centrosome, une sphère attractive, et un aster. Le centrosome rappelle la constitution que certains auteurs lui attribuent (par exemple Boveri chez l'*Ascaris megalocephala*). Il est formé par deux corpuscules ou *centrioles*, punctiformes ou bâtonoïdes, colorables par les matières tinctoriales basiques (hématoxyline ferrique), et par une masse arrondie moins colorable, qui les enveloppe. La sphère attractive présente une zone médullaire, très claire et très finement granuleuse, et une zone corticale plus foncée et plus fortement granuleuse; des irradiations astériennes, très délicates chez la Lithobie, plus puissantes chez la Scolopendre, divergent à partir des centrosomes et se perdent dans le cytoplasme, où elles se continuent avec le réticulum plastinien (A. Prenant, chez la Scolopendre).



Fig. 589. — *Spermatocyte de premier ordre de* Lithobius forficatus. Réticulum lininien au début de la constitution du fuseau ; la membrane nucléaire a disparu au niveau des deux pôles opposés du noyau. Les centres cinétiques se sont localisés contre la face interne de la membrane cellulaire. × 800.

Ces deux centres cinétiques s'écartent bientôt l'un de l'autre, et les irradiations astériennes augmentent en nombre et en puissance; chez la Lithobie, les irradiations d'un aster situées en regard des irradiations de l'aster opposé s'anastomosent les unes avec les autres et finissent par former un fuseau tangent au noyau et d'origine cytoplasmique. On peut désigner ce fuseau cytoplasmique sous le nom de *fuseau primaire*; il est transitoire et sans aucune relation avec la mécanique de la cytodiérèse. Quand les cen-

trosomes et les sphères sont venus se placer au niveau des pôles du noyau, le fuseau primaire a disparu. Le *fuseau secondaire* se réalise aux dépens de la charpente lininienne d'une manière identique chez la Scolopendre et la Lithobie. Ces mailles lininiennes s'étendent dans le sens longitudinal, leurs anastomoses transversales se rompent et la membrane nucléaire disparaît au niveau des pôles du noyau situés sur l'axe de la cellule qui passe par les centrosomes (fig. 589). Les fibres lininiennes sortent de l'aire nucléaire à ce niveau et convergent les unes vers les autres ; elles se régularisent de plus en plus, s'épaississent, puis se tendent en forme d'arc. Chez la *Lithobie*, elles finissent par former un fuseau régulier, allongé et étroit, terminé en pointe à ses extrémités et *indépendant des sphères et des centrosomes*, qui sont venus se localiser contre la face interne de la membrane cellulaire (fig. 590). Chez *Scolopendra*, les extrémités du fuseau s'insèrent sur les sphères (A. Prenant) (fig. 591). D'autre part, le réticulum chromatique se dédouble dans le sens longitudinal ; les chromosomes se différencient aux dépens de ce double réseau et se présentent sous la forme de deux grains accolés ou diplosomes. Ils sont tout d'abord disséminés sur les fibrilles du fuseau ; puis ils se localisent au niveau de sa région médiane suivant une plaque équatoriale.



Fig. 590.— *Spermatocyte de premier ordre de* Lithobius forficatus L. Métaphase. Les extrémités fusoriales sont orientées vers les corpuscules polaires, mais demeurent situées à une grande distance de ces derniers. × 800.

Pendant l'anaphase, les chromosomes constitutifs des diplosomes se séparent ; la plaque équatoriale se dédouble, et les deux plaques-filles subissent leur ascension polaire. Au fur et à mesure que celles-ci se rapprochent des extrémités fusoriales, les fibres constitutives du fuseau se désinsèrent au niveau de leurs extrémités et deviennent à peu près parallèles les unes aux autres. Les chromosomes parviennent bientôt au niveau des extrémités des fibres fusoriales et y constituent deux petits amas mûriformes aux dépens desquels s'édifient deux noyaux au repos.

Ce sont les noyaux des spermatocytes de second ordre.

Les fibres du fuseau secondaire disparaissent rapidement quand l'ascension polaire est terminée. On voit alors se différencier dans le cytoplasme, au

niveau de la région équatoriale et dans toute son étendue, de courts filaments tout d'abord irréguliers et constitués par des granulations disposées bout à bout. Ils se régularisent ensuite, s'épaississent, prennent une direction rectiligne, s'allongent de plus en plus, mais sans atteindre les deux noyaux-filles en reconstitution. Ils sont renflés au niveau de leur partie centrale, qui retient légèrement les substances tinctoriales basiques. La séparation des deux cellules-filles commence par un étranglement circulaire de la membrane au niveau de l'équateur de la cellule-mère ; l'invagination ainsi produite s'accentue de plus en plus, et resserre progressivement les fibrilles constitutives de ce *fuseau de séparation*, qui prend la forme d'une gerbe (figure 592). Les filaments périphériques de cette gerbe présentent des épaississements arrondis au niveau de l'invagination de la membrane ; ils se colorent énergiquement et dessinent par leur ensemble une couronne de grains d'une grande netteté. Ces formations subsistent longtemps entre les deux cellules-filles et paraissent retarder l'achèvement de la cytodiérèse. Celle-ci se complète par la section du fuseau de séparation en deux tronçons, qui disparaissent peu à peu dans le cytoplasme; cette section s'opère au niveau de la couronne granuleuse équatoriale.

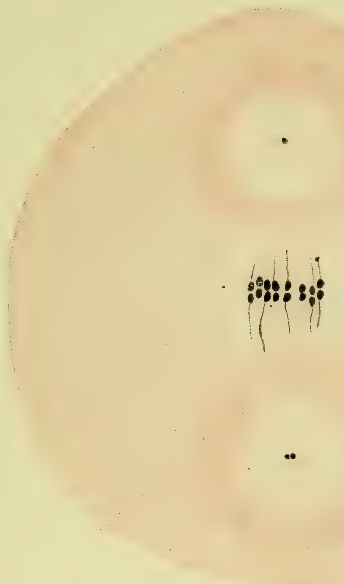


Fig. 591. — *Spermatocyte de premier ordre de* Scolopendra cingulata. Métaphase. × 800.

On constate donc l'existence, dans les divisions spermatocytaires du *Lithobius forficatus*, de trois formations fusoriales successives : 1° un fuseau cytoplasmique primaire, étendu pendant la prophase entre les centrosomes. Il ne semble pas constant ; il est transitoire et disparaît avant la fin de la prophase ; 2° un fuseau secondaire, véritable fuseau caryodiérétique, constitué aux dépens de la charpente lininienne du noyau ; 3° un fuseau de séparation ou fuseau tertiaire. Celui-ci s'édifie, après la disparition du fuseau secondaire, aux dépens de fibrilles différenciées à nouveau dans toute la région équatoriale de la cellule et dirigées parallèlement les unes aux autres. Ces fibrilles sont étranglées par l'invagination de la membrane cellulaire en une formation en forme de gerbe, absolument identique aux

résidus fusoriaux décrits dans la plupart des mitoses. Mais cette formation ne constitue pas le reste du fuseau ; c'est une différenciation cellulaire nouvelle, qui se réalise pendant la télophase et dont il semble difficile de préciser le rôle mitotique. On peut retrouver avec plus de netteté encore ces formations fusoriales successives chez un autre Myriapode, le *Geophilus linearis*, surtout pendant la division des spermatocytes de second ordre (P. et M. Bouin).

Indépendamment d'autres particularités remarquables dont nous nous occuperons ailleurs, ces divisions nous présentent un mode de mitose bien différent des deux précédents ; il est caractérisé surtout par la genèse du fuseau aux dépens du réticulum lininien du noyau, par l'existence d'un fuseau tertiaire ou de séparation, par l'indépendance qui existe, chez le *Lithobius*, entre les centres cinétiques et les extrémités fusoriales à toutes les phases de la mitose.



Fig. 592. — *Spermatocyte de premier ordre de* Lithobius forficatus L. Anaphase ; fuseau de séparation avec début de la plaque fusoriale. × 800.

Une origine semblable du fuseau cytodiérétique a été décrite dans un très grand nombre d'éléments : dans la majorité des cellules d'Arthropodes (Carnoy), chez les Céphalopodes (Erlanger), chez les œufs des Batraciens Urodèles (Carnoy et Lebrun), chez les Gastéropodes (Bolles Lee), etc. A côté de ces trois types de mitoses que nous venons de passer en revue, on peut en observer un grand nombre d'autres, et l'on peut pour ainsi dire avancer qu'il en existe autant que d'espèces cellulaires. Nous avons seulement cherché à montrer, par ces exemples, que la mitose n'est pas réductible à un schéma unique Cette assertion paraîtra plus évidente encore quand nous aurons étudié la cytodiérèse chez les Métaphytes et chez les Êtres Unicellulaires, où nous allons découvrir des processus de plus en plus aberrants et de plus en plus simplifiés, jusqu'à se confondre peu à peu avec la division directe ou mode de division le plus élémentaire.

Article 2. — LA CYTODIÉRÈSE CHEZ LES MÉTAPHYTES.

Les processus caractéristiques de la cytodiérèse sont analogues, en général, dans les cellules animales et dans les cellules végétales ; dans ces derniers éléments, ils présentent toutefois certaines particularités sur lesquelles nous devons attirer l'attention, parce qu'elles sont d'un haut intérêt pour l'interprétation de certaines phases mitotiques.

La figure chromatique se forme, dans la plupart des cellules végétales, par la régularisation du réticulum chromatique qui se transforme en un peloton continu. Celui-ci se segmente ensuite en chromosomes allongés, qui se recourbent en V, se clivent dans le sens longitudinal, et viennent se ranger en une couronne équatoriale autour du fuseau, qui se différencie aux dépens de la charpente achromatique nucléaire. La métaphase et l'anaphase se réalisent comme dans les cellules animales. Mais il y a ici une distinction importante à établir : aux sommets du fuseau on ne distingue pas d'asters, de sphères attractives, ni de centrosomes (Strasburger). Guignard a observé et décrit des sphères et des centrosomes dans un certain nombre de cas (fig. 593), mais il ne figure pas d'asters nets, et les images qu'il représente dans ses derniers mémoires n'offrent pas la précision des formations homologues que l'on observe dans les cellules animales.

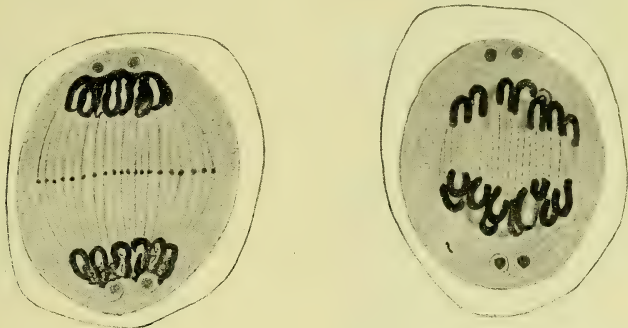


Fig. 593. — *Mitoses aes cellules-mères du pollen chez* Lilium. *Anaphases.* Aux extrémités fusoriales, on constate l'existence de centres cinétiques nets et déjà dédoublés. D'après Guignard.

Vers la fin de l'anaphase apparaissent de minuscules granulations réfringentes ou *dermatosomes*, disposées en une série linéaire au niveau de l'équateur des fibres fusoriales. Elles dessinent une plaque orientée perpendiculairement à la région moyenne du fuseau. C'est la *plaque cellulaire* de Strasburger. Les granulations constitutives de cette plaque occupent ensuite toute l'étendue de l'équateur cellulaire, puis se fusionnent les unes avec les autres et forment une cloison continue qui sépare l'élément-mère en deux éléments-filles (fig. 595). Une fine membrane cellulosique se différencie aux dépens de la plaque cellulaire, et les derniers vestiges des fibrilles fusoriales disparaissent peu à peu. D'après Flemming, le corps intermédiaire qui existe à la fin de la télophase chez les cellules animales représente un rudiment de la plaque en question. Les figures ci-contre, empruntées à des cellules radiculaires chez *Allium cepa*, démontrent nettement les processus sus-indiqués (fig. 594).

Dans une autre variété de figures mitotiques végétales, on constate une particularité intéressante qui a paru longtemps une exception, et qui, en réalité, est un phénomème assez général : c'est la formation du fuseau bipolaire aux dépens de fuseaux multipolaires préexistants et d'origine cytoplasmique (Strasburger, Osterhout, Belajeff, Mottier, Guignard). D'après Guignard, dès la prophase des cellules-mères polliniques chez le *Najas major*, un certain nombre de filaments achromatiques se différencient au sein du cytoplasme, irradient à partir de plusieurs points vers la périphérie du noyau, et se rattachent finalement au réticulum nucléaire lininien. Ils

A *B*





Fig. 594. — *Cellules de la racine d'*Allium sativum L. *Télophase.*
A gauche, les fibres fusoriales portent au niveau de leur partie médiane des épaississements ou dermatosomes. — A droite, la membrane cellulaire est constituée par la soudure des dermatosomes. Au niveau de ses extrémités, on distingue encore des restes fusoriaux ; la croissance de la membrane cellulaire est donc excentrique et cette membrane se trouve constituée par la plaque fusoriale qui s'est progressivement étendue dans tout l'équateur cellulaire. × 1.000.

constituent ainsi des fuseaux pluripolaires à trois ou quatre branches, à l'extrémité desquelles Guignard observe un petit amas granuleux et parfois un corpuscule distinct. Osterhout a vu des fuseaux multipolaires présenter jusqu'à dix ou douze branches dans la division des cellules-mères des spores chez les Prêles. Ces fuseaux multipolaires aboutissent toujours à la formation d'un fuseau bipolaire à la suite du rapprochement puis de la fusion de leurs branches; dans certains cas, cependant les branches fusoriales situées aux pôles opposés du noyau paraissent seules persister ; les autres se résorbent peu à peu et disparaissent (fig. 596).

Dans un grand nombre d'autres cellules végétales, par exemple dans les cellules des racines et des tiges de Pomme de terre (Nemec), le fuseau prend naissance aux dépens d'un *périplaste* spécial qui s'accumule au niveau des pôles du noyau avant la division. Celle-ci ne comporte ni corpuscules centraux, ni sphères, ni asters, et, d'une manière générale, aucun centre cinétique (fig. 597).

D'après ce court exposé, les mitoses chez les Métaphytes sont identiques

à celles des Métazoaires pour ce qui concerne l'évolution et le mode de partage de la substance chromatique. Elles s'en distinguent par certains modes de genèse du fuseau qui peut provenir ou d'un protoplasme spécial amassé aux pôles du noyau, ou de

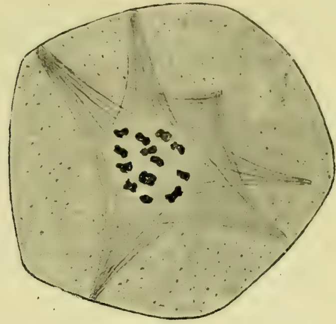


FIG. 596. — *Constitution multipolaire du fuseau dans les cellules-mères du pollen chez* Akebia.

D'après une préparation de M. LE MONNIER × 1.000.

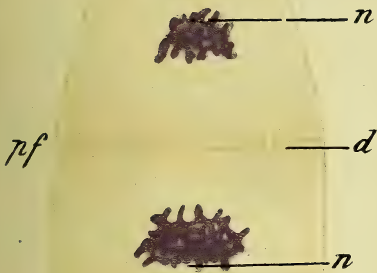


FIG. 595. — *Cellule-mère du sac embryonnaire d'*Aucuba.

Anaphase de la première division.— *n*, noyau. — *pf*, plaque fusoriale. — *d*, dermatosomes. D'après une préparation de M. LE MONNIER. × 1.000.

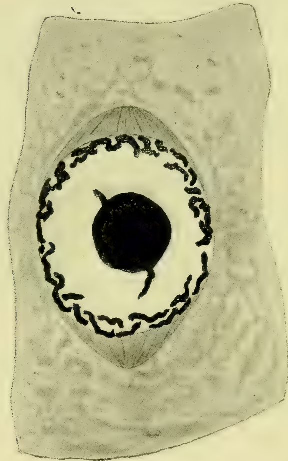


FIG. 597. — *Cellule de racine de* Solanum tuberosum L.

Au niveau des pôles du noyau se sont différenciés deux amas coniques de *périplaste*, aux dépens desquels s'édifieront les fibres fusoriales ; ces amas présentent déjà un aspect strié dans le sens du grand axe cellulaire. × 1.000.

fuseaux multipolaires édifiés dans le cytoplasme; par l'absence, dans la plupart des cas, de centres cinétiques nettement différenciés; par l'existence d'une plaque cellulaire, dont les granulations constitutives ou dermatosomes finissent par former une membrane qui détermine la séparation des deux cellules-filles. Nous assistons donc, chez les végétaux, à une simplification organique de la mitose, simplification qui va s'accentuer encore dans les formes Unicellulaires dont nous allons étudier maintenant les principaux modes de division cytodiérétique.

Article 3. — LA CYTODIÉRÈSE CHEZ LES UNICELLULAIRES.

Les divisions cytodiérétiques des Êtres Unicellulaires paraissent établir une série ininterrompue d'intermédiaires entre les processus que nous connaissons déjà et la simple fragmentation du noyau ou amitose ; aussi cette étude est-elle très importante, car elle seule est capable de nous renseigner sur l'origine historique de la mitose. R. Sand a cherché à mettre ce fait en lumière dans son travail sur les cytodiérèses des Unicellulaires ; il les a classées suivant une série de complexité croissante que nous allons parcourir en sens inverse.

Des phénomènes très voisins de ceux que nous connaissons chez les

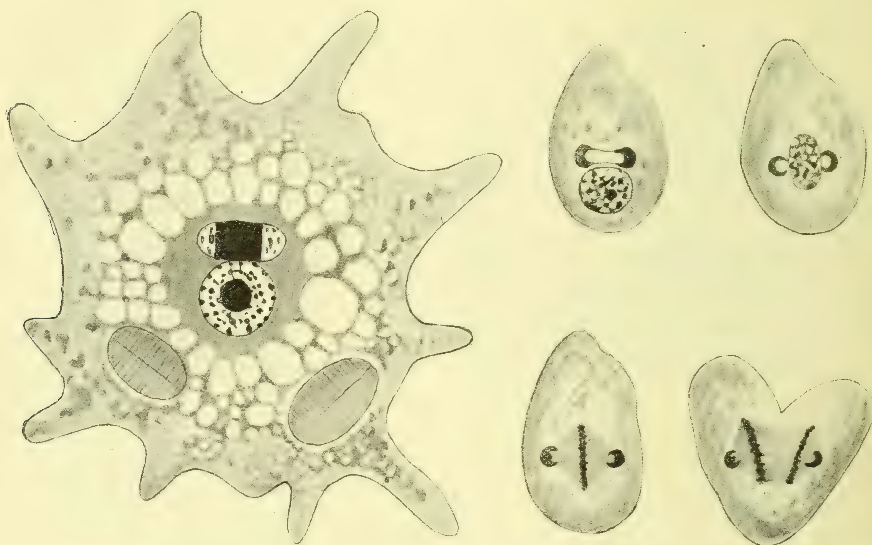


Fig. 598. — *Mitose chez* Paramæba.

A gauche, phase amiboïde ; noyau et corps juxtanucléaire. A droite, quatre stades de la division des spores. D'après Schaudinn, fig. empruntée à Wilson.

Métazoaires et les Métaphytes se rencontrent chez certains Rhizopodes et en particulier chez *Paramæba eilhardi* (Schaudinn). Dans les flagellates issus des kystes de ce Rhizopode, on observe un noyau vacuolaire et, à côté de ce dernier, un corps juxtanucléaire constitué de trois parties nettement distinctes : une partie moyenne, très réfringente pendant la vie, et deux parties externes hémisphériques. Quand ces flagellates vont se diviser, le corps juxtanucléaire s'allonge et prend la forme d'un fuseau dont les deux pôles sont occupés par les corps hémisphériques ; puis le réseau chromatique se transforme en un spirème, la membrane nucléaire disparaît, et le spirème se segmente en un grand nombre de chromosomes distincts. En même temps, le noyau envoie vers la partie moyenne du corps juxtanucléaire un large prolongement qui l'entoure à la manière d'un anneau. Les chromosomes se disposent ensuite suivant une plaque équatoriale ; une sorte de striation longitudinale semble mettre en rapport les corps hémisphériques avec les chromo-

somes, et ceux-ci figurent bientôt deux plaques chromatiques-filles qui s'écartent progressivement l'une de l'autre. La division se termine comme dans une mitose ordinaire (fig. 598). On remarque ici une analogie frappante entre les corps hémisphériques et les centrosomes d'une part, et entre la partie moyenne du corps juxtanucléaire et le fuseau central des Métazoaires d'autre part.

On constate également, chez *Noctiluca miliaris* (Ishikawa, Calkins),

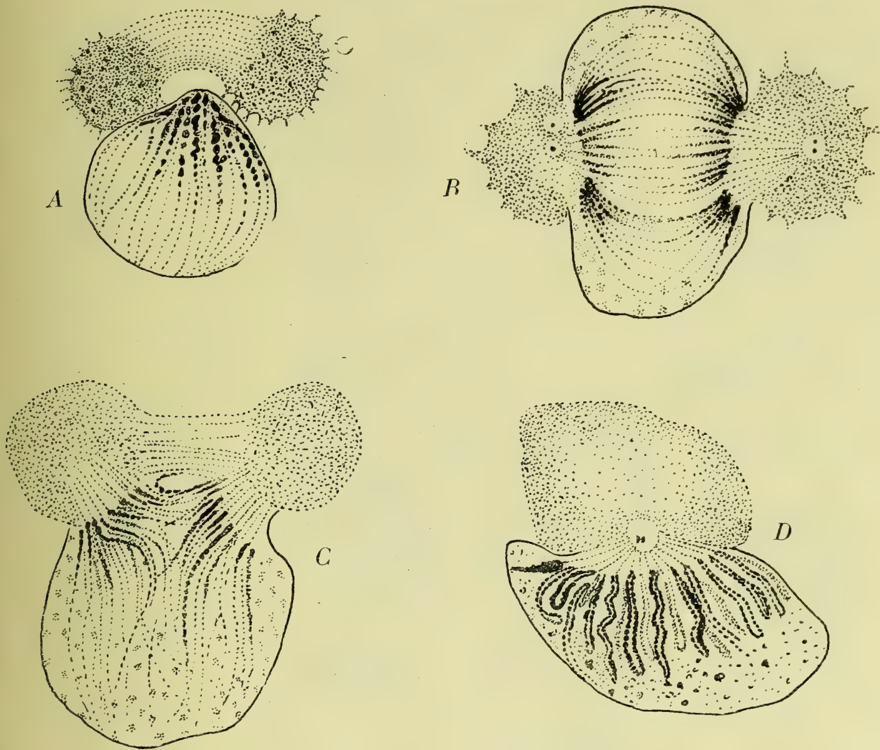


Fig. 599. — *Mitose chez* Noctiluca miliaris.

A, prophase, division de la sphère attractive et formation du fuseau central. Les chromosomes convergent vers le pôle nucléaire occupé par les sphères et le fuseau. — B, métaphase. Le fuseau a pénétré à l'intérieur du noyau ; aux deux pôles de celui-ci on voit les deux sphères renfermant chacune deux centrosomes. — C, anaphase. Les fibres du manteau se sont mises en rapport avec les chromosomes. — D, fin de l'anaphase. Division du centrosome en vue de la mitose suivante ; fissuration longitudinale des chromosomes. D'après Calkins, fig. empruntée à Wilson.

la formation des chromosomes aux dépens du réticulum nucléaire, leur fissuration longitudinale, et l'existence d'une sorte de sphère attractive. Celle-ci se divise avant le noyau en deux sphères-filles entre lesquelles se différencient les fibres fusoriales. Dans ces sphères existent des corpuscules centraux observables seulement pendant la métaphase et l'anaphase (Calkins); ils rentreraient dans le noyau pendant le stade de repos (d'après Calkins, contre Ishikawa) ; aussi le premier auteur est-il disposé à admettre l'origine nucléaire du centrosome (fig. 599).

D'après R. Hertwig et Brauer, les divisions nucléaires, chez les *Actinosphærium eichornii* libres, ne montrent plus de sphères ni de corpuscules

centraux nettement différenciés. Il se forme, dès la prophase, deux amas protoplasmiques conoïdes aux pôles du noyau, qui s'aplatit peu à peu. Puis la substance achromatique se condense en deux disques semi-lunaires qui se disposent au-dessous des amas conoïdes et constituent les *plaques polaires* ; en même temps, la charpente lininienne s'ordonne en fibres

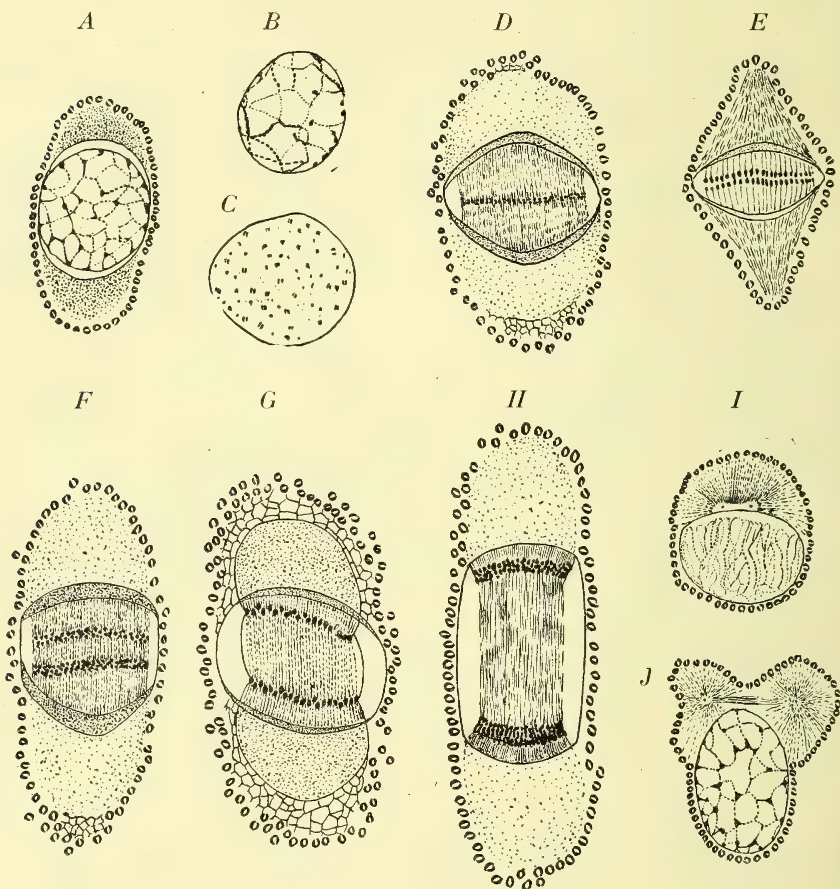


Fig. 600. — *Mitose chez* Actinosphærium eichornii.

A, noyau en prophase. Au-dessus et au-dessous du noyau, la partie achromatique nucléaire s'est disposée en deux disques semi-lunaires, les plaques polaires. En dehors de ces dernières se trouvent les amas conoïdes cytoplasmiques. — B, stade plus avancé du noyau. — C, les chromosomes sont constitués et sont disposés sous la forme de granules doubles ; cette figure représente une plaque équatoriale vue de face. — D, métaphase avec plaque équatoriale ; le fuseau s'est édifié aux dépens de la charpente nucléaire. — E, début de l'ascension polaire des chromosomes. — F, G, deux autres stades de l'anaphase. — En H, l'anaphase est terminée, et les chromosomes ont gagné leur situation polaire. — I, reconstitution d'un noyau-fille ; on aperçoit contre la membrane nucléaire deux centrosomes entourés d'un aster. — J. stade plus avancé de la reconstitution du noyau; les centrosomes sont plus écartés l'un de l'autre. D'après Brauer, fig. empruntée à Wilson.

fusoriales, et la chromatine se rassemble en chromosomes qui se disposent au niveau de l'équateur de ces dernières suivant une plaque équatoriale. Celle-ci se clive en deux plaques qui s'écartent l'une de l'autre et reconstituent les noyaux-filles. Le plus souvent on ne peut distinguer de centrosomes, mais, dans certains cas, on aperçoit des formations analogues vers la fin

de la division (Brauer). D'après cet auteur, les corpuscules centraux non visibles sont demeurés dans les plaques polaires issues du noyau ; la membrane nucléaire persiste en effet pendant toutes les phases de la division cytodiérétique (fig. 600).

Chez les Infusoires Flagellés, le mécanisme mitotique se simplifie encore. La chromatine se dispose toujours sous la forme de chromosomes qui se divisent longitudinalement ; mais la membrane nucléaire demeure intacte pendant la division et on ne constate plus l'existence de corpuscules centraux extranucléaires et de sphères attractives. La mitose est commandée par un appareil spécial intranucléaire, bien représenté chez l'*Euglena viridis*.

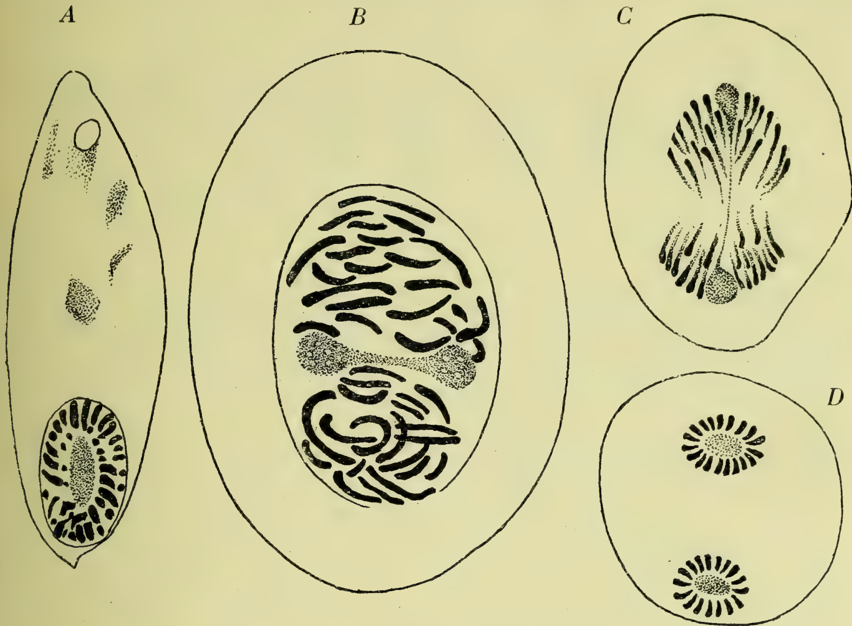


Fig. 601. — *Mitose chez* Euglena viridis,

A, prophase de la division. Le noyau renferme en son centre un *nucléolo-centrosome*, autour duquel les chromosomes sont rangés radiairement. — B, le nucléolo-centrosome s'allonge en forme de haltère et les chromosomes se disposent parallèlement à son grand axe. — C, le nucléolo-centrosome s'est allongé considérablement, et sa partie intermédiaire est réduite à un mince filament. Les chromosomes s'orientent autour de ses deux extrémités. — D, la division nucléaire est terminée et les noyaux-filles reprennent la constitution du noyau-mère. D'après Keuten, fig. empruntée à Wilson.

Dans cette espèce, les noyaux au repos renferment un grand nombre de bâtonnets chromatiques qui sont orientés radiairement vers une formation située au centre du noyau. C'est un nucléole par sa structure et sa situation, mais l'auteur l'a désigné sous le nom de *nucléolo-centrosome* à cause de sa manière d'être au cours de la mitose. Au début de celle-ci, le nucléolo-centrosome prend la forme d'un haltère et les chromosomes s'orientent parallèlement à son grand axe. Puis les chromosomes se disposent en cercle autour de sa partie moyenne, se clivent longitudinalement et se dirigent vers ses extrémités renflées. La longue tige qui réunit ces dernières se rompt en son milieu, et les deux figures chromatiques, avec leurs nucléolo-centrosomes, reforment un noyau-fille semblable au noyau-mère (Keuten) (fig. 601).

Dans les formes plus simplifiées encore de la mitose, on ne constate plus la différenciation de chromosomes, et les grains chromatiques ou microsomes paraissent se diviser individuellement. Ce fait a été observé par BALBIANI chez *Spirochona gemmipara*. Les granulations chromatiques, dans cet objet, se disposent pendant la mitose en rangées longitudinales ; celles-ci se segmentent au niveau de l'équateur, et la substance achromatique nucléaire se rassemble sous la forme de deux calottes hémisphériques aux extrémités du noyau. Au moment de leur séparation, les noyaux-filles sont réunis par un mince pédicule sur lequel se trouve une plaque rudimentaire. La même observation a été faite chez les Radiolaires coloniaux. Le noyau

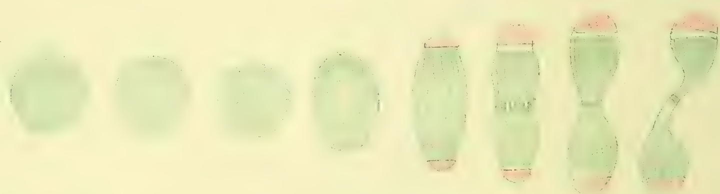


FIG. 602. — *Mitose chez* Spirochona gemmipara.

Stades successifs des transformations du noyau pendant sa division. La substance achromatique nucléaire s'est réunie sous la forme de deux calottes hémisphériques aux deux extrémités du noyau. Plaque cellulaire rudimentaire à la fin de la division. D'après BALBIANI.

au repos du Collozoum (MITROPHANOW) est constitué par une sphère chromatique, flanquée de chaque côté par une petite masse conique achromatique. Dès le début de la division, la sphère chromatique s'étend entre les deux masses achromatiques sous la forme d'un cylindre allongé ; celui-ci s'étrangle en son milieu ; les deux moitiés s'écartent ensuite l'une de l'autre et entre elles s'intercale une zone d'aspect clair. D'après MITROPHANOW, les cônes achromatiques rappellent les demi-fuseaux des mitoses ordinaires, et la zone claire située entre les chromosomes répond aux fibres d'union. Quand les noyaux-filles s'écartent l'un de l'autre, le pont clair se brise en deux moitiés et chacune d'elles s'applique sur le côté équatorial de ces derniers, qui reprennent ainsi l'aspect du noyau-mère (fig. 602).

Enfin, chez certains Rhizopodes (*Leydenia gemmipara*, LEYDEN et SCHAUDINN), on ne constate plus de différenciation spéciale dans la structure nucléaire ni aucune réorganisation du réseau chromatique ; la division nucléaire se fait par un simple étranglement et prend ainsi tous les caractères de la division directe du noyau que nous étudierons ultérieurement.

CHAPITRE II

Essence du processus cytodiérétique. — Les mitoses de segmentation et leurs lois.

Article premier. — ESSENCE DU PROCESSUS CYTODIÉRÉTIQUE.

A. **La caryodiérèse est le phénomène fondamental de la division cellulaire.** — Après ce rapide coup d'œil sur les principaux types de division indirecte, nous pouvons chercher à dégager de ces processus variables et polymorphes les phénomènes qui constituent l'essence de la cytodiérèse. Dans les divisions les plus simples, chez les Unicellulaires, les granules chromatiques se segmentent individuellement, se séparent en deux amas, émigrent vers les deux pôles du noyau et reconstituent à ce niveau les deux noyaux-filles. Dans les divisions plus complexes des Unicellulaires, ce processus peut être accompagné de l'arrangement des microsomes en segments chromatiques ou chromosomes, processus dont le résultat est évidemment de faciliter l'évolution et le partage de la substance nucléaire. Les autres organes de la cytodiérèse, asters, sphères attractives, corpuscules centraux, sont inconstants et plus ou moins nettement représentés. Aussi l'étude des Unicellulaires nous conduit-elle à concevoir la contingence de ces dernières formations, opinion que fortifie encore l'analyse des phénomènes mitotiques chez les Métazoaires et les Métaphytes.

Dans ces objets, la succession des phases de la mitose, le mode de segmentation des chromosomes, leur disposition pendant la métaphase, la genèse et la constitution du fuseau comme sa manière d'être et sa disparition pendant la télophase, sont variables suivant les espèces cellulaires. Les asters et les sphères attractives, bien développés chez certains éléments, ne sont pas représentés ailleurs, par exemple dans beaucoup de végétaux et dans un grand nombre de mitoses de maturation chez les animaux ; les centrosomes, qui existent dans l'immense majorité des cellules animales et paraissent présider à l'évolution de la cytodiérèse, n'ont pu être constatés dans la plupart des divisions des Métaphytes et dans beaucoup de mitoses de maturation. La situation même des centrosomes, des sphères attractives et des irradiations astériennes, exclusivement localisée jusqu'ici aux

sommets fusoriaux, semble ne pas être constante et nécessaire : dans certaines divisions végétales et chez certains Myriapodes, ces organes cytodiérétiques vont se placer contre la face interne de la membrane cellulaire et à une distance considérable des extrémités du fuseau. La variabilité et la contingence paraissent donc se manifester partout dans la constitution de la figure mitotique, dont les différentes parties peuvent varier dans leur manière d'être et leur évolution et dont certains organes (centrosomes, asters, sphères attractives) peuvent ou être nettement représentés, ou faire totalement défaut. Qu'y a-t il donc de nécessaire et d'invariable dans les divisions cytodiérétiques ?

L'examen des faits, considérés dans leur ensemble, nous apprend que les processus mitotiques essentiels consistent dans le remaniement du réticulum chromatique et l'élaboration de chromosomes compacts, de volume égal, très mobilisables, pour ainsi dire ; dans la division de chacun de ces chromosomes en deux parties rigoureusement égales ; dans le partage intégral du nombre n de chromosomes en un nombre $2n$ de chromosomes, qui glissent en sens inverse le long d'une figure filamenteuse achromatique pour aboutir à ses deux extrémités et y reconstituer deux noyaux-filles semblables au noyau-mère. L'essence de la mitose consiste donc dans le partage égal entre les deux cellules-filles de la matière nucléaire. Les autres organes cytodiérétiques paraissent représenter des organes de perfectionnement obtenus les uns après les autres au cours de la phylogenèse.

L'étude du processus mitotique dans ses diverses modalités permet de démontrer facilement que seule la division du noyau (*caryodiérèse*) représente le phénomène essentiel et que les centres cinétiques sont des organes surajoutés et relativement indépendants du processus fondamental. La première proposition trouve sa preuve dans les cas de division protoplasmatique inégale et dans les cas de caryodiérèse non suivis de plasmodiérèse. La seconde se vérifie quand ces organes présentent isolément des signes d'activité ; l'étude de la mitose dans les conditions anormales ou pathologiques montre, en effet, que tous les organes constitutifs de la figure cytodiérétique, qui entrent en jeu normalement d'une manière synergique, peuvent agir, dans certains cas, individuellement et indépendamment les uns des autres. Nous allons passer en revue quelques-uns de ces exemples.

B. **Plasmodiérèse inégale et caryodiérèse sans plasmodiérèse.** — Le cytoplasme de la cellule-mère se divise en deux moitiés égales dans la plupart des cytodiérèses ; chacune de ces moitiés augmente par nutrition et atteint bientôt les dimensions de l'élément qui lui a donné naissance. Cette division est dite *égale*. Mais on observe aussi des *divisions inégales* du cytoplasma et il existe des cas où cette division peut faire totalement défaut.

L'exemple le plus net des divisions inégales du cytoplasma est fourni par les mitoses de maturation des ovocytes. Dans ces divisions, la cytodiérèse distribue à l'une des cellules-filles une quantité de chromatine rigoureusement équivalente à celle qui reste dans la cellule-sœur et un fragment cytoplasmique d'un volume infime par rapport à celui de l'ovocyte de deuxième ordre ou de l'œuf mûr (fig. 603). Il en est de même dans les segmentations inégales des œufs à vitellus abondant ou œufs télolécithes.

La caryodiérèse peut n'être pas suivie de plasmodiérèse. Ce processus se rencontre fréquemment chez les animaux et chez les plantes, par exemple dans la formation de l'endosperme chez les Phanérogames, dans le parablaste des Poissons osseux, dans la sporulation des sporanges des Saprolégniées, dans la sporulation chez les Sporozoaires, etc.

Chez certaines Phanérogames (chez *Fritillaria imperialis* par exemple), le sac embryonnaire se creuse d'une cavité et se trouve revêtu d'une couche protoplasmique indivise où sont disséminés un grand nombre de noyaux qui se multiplient par caryodiérèse (fig. 604). Quand ces processus caryodiérétiques ont pris fin et quand les noyaux sont revenus au stade de repos, on voit se différencier autour d'eux des filaments irradiés qui se rejoignent et forment des faisceaux de filaments unissants. Ceux-ci s'épaississent en leur milieu et donnent naissance à une série de plaques cellulaires ; des cloisons de cellulose s'élaborent à leur niveau et découpent dans le cytoplasme des territoires indépendants et munis chacun d'un noyau. Le cloison-

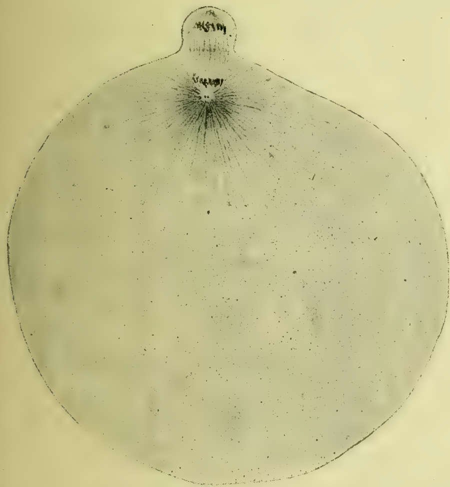


Fig. 603. — *Première division de maturation chez* Physa fontinalis.

La cytodiérèse aura pour résultat la séparation de deux masses chromatiques égales et de deux masses protoplasmiques très inégales en volume. × 1.200.

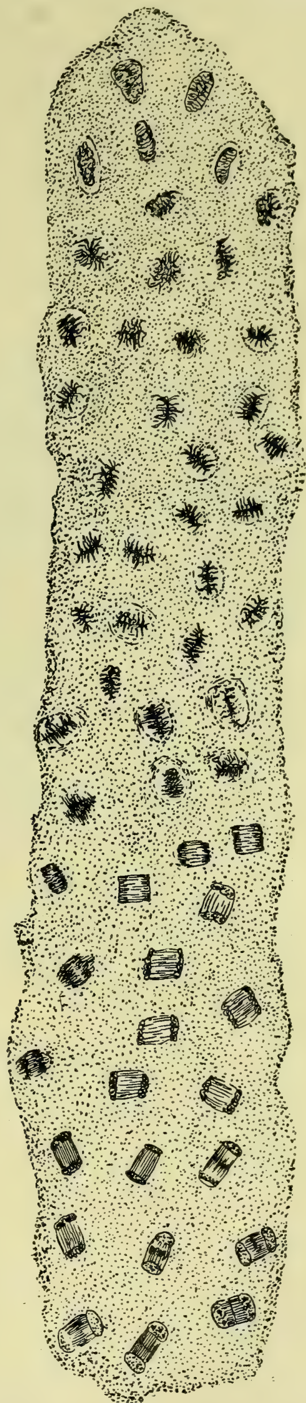


Fig. 604. — *Couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire de* Fritillaria imperialis.

Tous les noyaux sont en caryodiérèse dans une masse plasmatique indivise. × 90. D'après Strasburger, fig. empruntée à O. Hertwig.

nement du cytoplasme ou plasmodiérèse est donc ici très retardé et paraît être indépendant de la caryodiérèse.

Ce cloisonnement n'a pas lieu dans d'autres cas, et seule la caryodiérèse se produit. On observe ce phénomène chez le Haricot et la Fève ; dans ces objets, le sac embryonnaire renferme un protoplasme à noyaux multiples constitués par une série de bipartitions successives, et il ne se différencie autour d'eux ni membrane ni territoire cellulaire.

Des processus analogues se passent, chez les Poissons osseux, dans le parablaste ou couche protoplasmique sous-jacente au germe segmenté. Cette couche indivise renferme un grand nombre de noyaux qui se multiplient activement et qui s'entourent ensuite de territoires protoplasmiques séparés les uns des autres par des membranes cellulaires ; celles-ci se constituent par un cloisonnement multiple simultané [Henneguy, chez la Truite (fig. 606)]. Si le cytoplasme, après chaque caryodiérèse, n'est pas segmenté en territoires cellulaires indépendants, il est cependant possible d'observer la masse cytoplasmique tributaire de chaque noyau et qui constitue avec ce dernier l'unité de substance vivante ou *énergide* (voir p. 39). Les noyaux parablastiques, chez le Saumon et la Truite, sont entourés d'irradiations puissantes qui se perdent dans une zone cytoplasmique finement granuleuse et non striée (His) ; ces éléments possèdent tous les attributs des cellules, chromosomes ou noyaux, centres et cytoplasme ; ils manquent seulement de la limitante cellulaire. His désigne ces *cellules ouvertes* sous le nom de *plasmochores*, et il appelle *diastèmes* les bandes ou chemins protoplasmiques qui les séparent. Il résulte de tous ces faits que la division du cytoplasme et celle du noyau sont indépendantes l'une de l'autre et que, dans la cytodiérèse, le phénomène nucléaire est le plus fondamental ; quantitativement, sinon qualitativement, la caryodiérèse est toujours égale, au contraire de la plasmodiérèse qui normalement est égale, mais qui peut ou bien être inégale ou bien ne pas se produire.

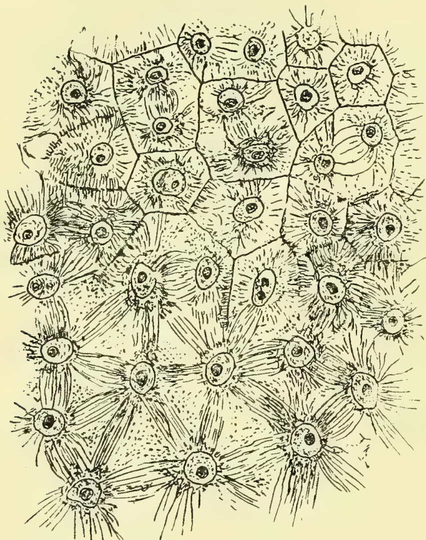


Fig. 605. — *Couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire de* Reseda odorata.

Cloisonnement multiple et simultané des cellules. × 240. D'après Strasburger, fig. empruntée à O. Hertwig.

C. **Mitoses dans les conditions expérimentales et anormales.** — Cette dissociation entre l'activité diérétique du noyau et celle du cytoplasme se manifeste également dans les conditions expérimentales et pathologiques.

Demoor a soumis de jeunes poils staminaux de *Tradescentia virginica*, dont les cellules constitutives se trouvent en voie de prolifération active,

à l'action de certains gaz inertes ou délétères, comme l'acide carbonique, l'hydrogène, l'ammoniaque, le chloroforme, etc. Il a réussi à mettre en évidence la résistance plus grande du noyau au repos ou en diérèse à l'action des agents pathogènes. Dans les éléments en mitose, on assiste tout d'abord aux phases caractéristiques de la caryodiérèse : « .. les mêmes phases se succèdent et tout se passe normalement ; la plaque équatoriale se forme, la division longitudinale des anses se fait, le dyaster se produit, les deux noyaux-filles prennent le caractère du noyau au repos..., mais, phénomène étrange, la membrane cellulaire ne se forme pas. Les deux noyaux-filles une fois constitués, les filaments chromatiques persistent tels quels entre



Fig. 606. — *Prophase de mitoses multipolaires dans le Parablaste de* Trutta fario L. × 1.000.

les deux noyaux... » La division ne s'achève que si on laisse rentrer l'air dans la chambre humide.

Nous assistons donc ici à une caryodiérèse sans plasmodiérèse et observons une dissociation fonctionnelle analogue à celles que nous avons signalées dans les conditions normales.

Les frères Hertwig ont obtenu des résultats qui concordent peu avec les précédents ; ils ont fait leurs expériences sur les œufs d'Oursins en voie de segmentation. Ils ont étudié sur ces œufs l'action du froid et de solutions très faibles d'hydrate de chloral ou de sulfate de quinine. Les œufs en mitose, placés dans ces dernières substances, montrent tout d'abord une disparition rapide de la figure achromatique, tandis que les chromosomes s'arrêtent dans leur évolution, mais ne subissent pour ainsi dire aucune modification ; si l'action se prolonge pendant un certain temps, le noyau revient au stade de repos sous la forme d'un amas de vésicules. L'action des agents pathogènes paraît donc s'exercer d'une manière aussi rapide et aussi intense sur le noyau et sur le cytoplasma, et la cytodiérèse s'arrête dès les premiers symptômes d'intoxication cytoplasmique. La dissociation vitale obtenue

par DEMOOR sur ses objets ne se rencontre pas dans ces dernières expériences, et cette différence est due peut-être à l'action plus brutale des substances chimiques employées par les HERTWIG.

Non seulement la division du noyau et celle du cytoplasme ne sont pas des phénomènes reliés l'un à l'autre par une relation nécessaire, mais la bipartition du centrosome, l'écartement réciproque des centrosomes-filles, la formation et la disparition de l'irradiation astérienne représentent aussi des mouvements cinétiques dont la réalisation est indépendante de la caryodiérèse. BOVERI, par exemple, a montré que certains blastomères d'Oursins peuvent ne renfermer aucun noyau; cependant le centrosome et l'aster s'y divisent activement sans que cette division soit suivie de celle du cytoplasme. La division du centrosome peut ainsi se répéter un certain nombre de fois, et l'action de ces centres multiples déterminer la genèse de mitoses multipolaires. On les rencontre fréquemment dans les tumeurs malignes, dans les éléments des tissus enflammés, en général dans les cellules soumises à des conditions anormales ou pathologiques. Mais elles aboutissent aussi à la constitution de noyaux normaux. Tel est le cas pour les mitoses pluripolaires du foie embryonnaire (VAN DER STRICHT, KOSTANECKI) et du parablaste de la Truite (HENNEGUY). On les rencontre également avec fréquence dans les premières mitoses de segmentation des œufs d'Oursin après fécondation artificielle, où elles sont dues sans doute à l'introduction dans les œufs de plusieurs spermatozoïdes et, par suite, de plusieurs spermocentres (fig. 607). La division du centrosome ou centrodiérèse, celle du noyau ou caryodiérèse, celle du cytoplasme ou plasmodiérèse sont des phénomènes cellulaires reliés les uns aux autres par les rapports morphologiques et physiologiques les plus étroits; mais ils sont relativement indépendants les uns des autres au point de vue fonctionnel. On peut sans doute — et un certain nombre des faits nous autorisent à le faire — pousser plus loin cette indépendance fonctionnelle, dont ces diérèses élémentaires ne sont qu'une manifestation accessible à nos moyens d'investigation et con-



FIG. 607. — *Mitose quadripolaire dans un œuf de* Strongylocentrotus lividus BRIT. × 1.000.

clure avec Demoor : « que la vie cellulaire est la conséquence de la combinaison régulière d'un grand nombre d'activités très dissemblables, qui naissent dans des organes multiples, qui convergent vers une même résultante, mais qui conservent une existence et une valeur propres ».

Article 2. — LES MITOSES DE SEGMENTATION ET LEURS LOIS

Nous avons étudié jusqu'ici les lois générales de la cytodiérèse, indépendamment des cellules où elles se manifestent. Mais il est toute une catégorie de mitoses qui méritent d'attirer notre attention par leur manière d'être particulière et par la signification qu'on doit leur attribuer. Ce sont les mitoses initiales du développement. Leur étude nous renseigne sur la valeur des blastomères, sur les premières différenciations ontogénétiques, sur les relations promorphologiques des premiers clivages, sur la spécificité ou l'indifférenciation des blastomères. Ces questions ont un intérêt considérable ; les plus grands problèmes biologiques et les théories les plus retentissantes sont intéressés à leur solution. Mais nous connaissons déjà ce grand chapitre biologique. Nous voulons seulement examiner ici comment la cytodiérèse est modifiée par la structure de la cellule-œuf et dégager de cette analyse les lois des mitoses de segmentation.

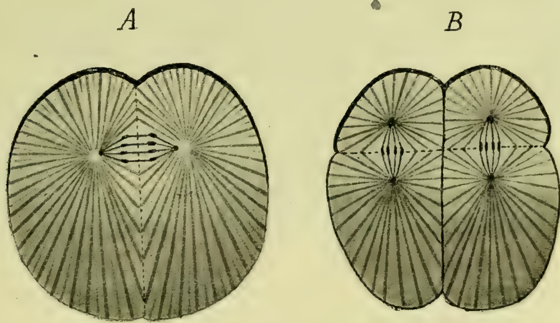


Fig. 608. — *Représentation schématique de la segmentation de l'œuf de Grenouille.*

A, première mitose de segmentation. — B, troisième stade de la segmentation. L'axe des fuseaux est parallèle à l'axe de la plus grande masse de cytoplasma. D'après O. Hertwig.

Les lois de la segmentation varient avec les différentes catégories d'œufs et dans des conditions difficilement analysables ; la mieux connue de ces conditions consiste dans la quantité et la distribution du vitellus nutritif. Les recherches instituées sur ces mitoses de segmentation, comparées aux mitoses ordinaires, ont conduit certains auteurs (O. Hertwig, Sachs), à émettre les lois suivantes :

1re *loi. — Le noyau se place toujours dans le point du vitellus où se trouve accumulée la plus grande masse de protoplasma.* Il occupe le pôle animal dans les œufs télolécithes ; cette disposition se rencontre chez les Sauropsidés (Oiseaux, Reptiles) et aussi chez les Batraciens et les Poissons. Dans l'œuf de Grenouille, par exemple, il se place dans l'hémisphère animal un peu au-dessus du plan équatorial ; dans l'œuf de Poule, il occupe le disque germinatif, étalé en couche mince à la surface du vitellus.

2e *loi.* — Cette deuxième loi, établie par Hertwig, précise la situation du premier fuseau de segmentation.

L'axe de ce fuseau coïncide toujours avec celui de la plus grande masse de protoplasma (fig. 608). La direction du premier fuseau de segmentation dans un œuf sphérique et alécithe coïncide donc avec un diamètre quelconque. Dans un œuf ovoïde, elle coïncide avec son grand axe; dans un disque protoplasmique, elle est orientée parallèlement à la surface de ce disque; si ce disque est circulaire, l'axe du fuseau se confond avec un diamètre quelconque; si le disque est ovalaire, il s'oriente nécessairement suivant le grand axe de ce disque.

Parmi les phénomènes mitotiques qui démontrent la généralité de cette loi, Hertwig signale deux observations très probantes: celle de Pflüger sur la segmentation dans certaines conditions expérimentales de l'œuf de Grenouille et celle d'Auerbach sur la segmentation chez l'*Ascaris nigrovenosa*.

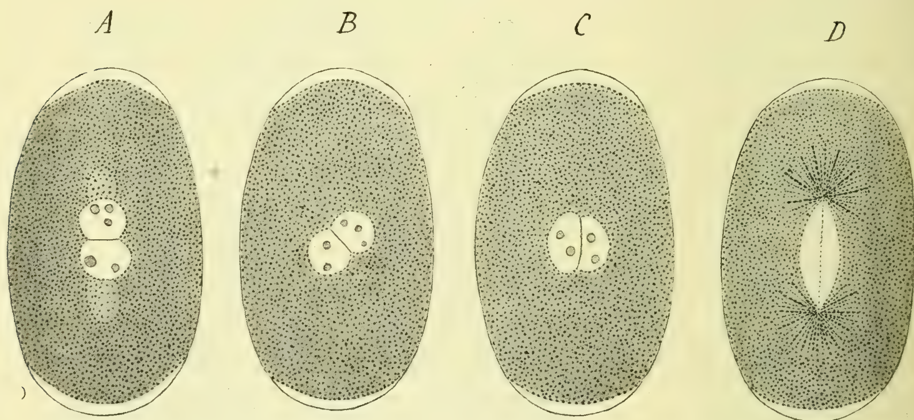


Fig. 609. — *Œufs d'*Ascaris nigrovenosa.
Rotation de 90° du plan de copulation des pronucléus qui vont se placer suivant le grand axe de l'œuf. D'après Auerbach, fig. empruntée à O. Hertwig.

Pflüger a comprimé avec précaution un œuf fécondé de Grenouille entre deux lames de verre verticales et parallèles, de façon à lui donner à peu près la forme d'un ellipsoïde aplati et à grand axe horizontal. Le premier fuseau de segmentation s'oriente suivant le grand axe de l'ellipsoïde obtenu mécaniquement, et le premier plan de segmentation est perpendiculaire à la surface des lames comprimantes.

D'après Auerbach, dans les œufs d'*Ascaris nigrovenosa* et de *Strongylus auricularis*, le spermatozoïde pénètre au niveau du pôle opposé à celui où se réalise l'expulsion des globules polaires. Le pronucléus mâle et le pronucléus femelle se forment donc réciproquement aux deux extrémités du grand diamètre de l'œuf ellipsoïdal. Ils se rapprochent peu à peu, se rencontrent au centre de l'œuf et s'accolent l'un contre l'autre Si la première division de segmentation se passait comme dans les conditions normales, la direction du premier fuseau de segmentation coïnciderait avec le plan de copulation et par conséquent avec le petit axe de l'œuf. Mais les choses ne se produisent pas ainsi. En effet, les deux noyaux exécutent peu à peu un mouvement de rotation de 90°, et le plan de copulation se place suivant l'axe longitudinal de l'œuf; le premier fuseau de segmentation sera,

lui aussi, situé dans la direction de ce grand axe. On a fait nombre d'expériences analogues (fig. 609).

3e *loi.* — Cette loi, dite *loi de l'intersection perpendiculaire des plans de division successifs*, a été établie par Sachs à la suite de ses recherches d'histologie végétale. D'après ses observations, *chaque nouveau plan de division tend à couper le précédent à angle droit.* Cette loi découle, comme l'a montré Hertwig, de la loi précédente. Dans la très grande majorité des cas, le grand axe des cellules-filles ne coïncide pas avec celui de leur cellule-mère, mais se trouve dirigé perpendiculairement à ce dernier. Les fuseaux des cellules-filles seront donc dirigés perpendiculairement à la direction des fuseaux de la cellule-mère, et, par suite, le second plan de division coupera le premier à angle droit, et ainsi de suite.

Ces faits se rencontrent avec fréquence dans les cellules végétales, où l'on

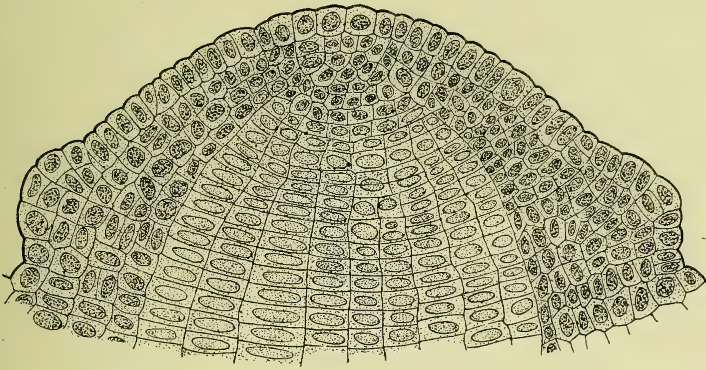


Fig. 610. — Point végétatif d'un bourgeon d'hiver du Sapin pectiné (*Abies pectinata*). × 200 env. D'après Sachs.

peut faire facilement des observations de ce genre. Il se forme entre les cellules-filles des membranes résistantes qui indiquent nettement les plans de division des cellules. Les plans de division qui se coupent suivant les trois dimensions de l'espace sont désignés sous le nom d'*anticlines*, de *périclines* et de *radiaux*. Les anticlines sont dirigés perpendiculairement, et les périclines parallèlement à la surface de la masse cellulaire en division; les radiaux sont orientés en direction perpendiculaire aux deux autres. On observe une semblable direction des plans du clivage dans les points végétatifs des racines et des bourgeons (fig. 610). « Les points végétatifs des racines et des bourgeons montrent, sur des coupes longitudinales et transversales, un réseau de cloisons cellulaires caractéristiques ou des dispositions de cellules qui concordent typiquement dans les espèces végétales les plus diverses, ce qui dépend essentiellement de ce que la substance embryonnaire des points végétatifs, en augmentant partout de volume, est divisée par des cloisons cellulaires qui se coupent à angle droit. La coupe longitudinale d'un point végétatif montre en tout temps un système de périclines qui est coupé par des anticlines, représentant de leur côté les trajectoires orthogonales des périclines.

Si les points végétatifs sont des organes plans, il n'existe que ces deux

systèmes de cloisons cellulaires; mais si, au contraire, le point végétatif est hémisphérique ou conique, c'est-à-dire un corps à trois dimensions, il existe encore un troisième système de cloisons longitudinales, dirigées radiairement, de l'axe longitudinal du point végétatif vers le dehors. » (Sachs, cité d'après Hertwig.)

Dans le cas d'un disque circulaire plan, les anticlines ont la direction des rayons et les périclines dessinent une série de cercles concentriques. Dans le cas d'une ellipse, les périclines figurent des ellipses concentriques, et les anticlines des hyperboles confocales avec les périclines. Ces types se rencontrent quelquefois dans la nature : Sachs les a signalés chez les végétaux et Rauber dans le clivage de l'œuf chez les Métazoaires. Une forme d'œuf commune et importante à connaître à ce point de vue est celle de la sphère. D'après les règles établies ci-dessus, les trois premiers plans anticlines devraient passer par le centre, tout en étant orientés suivant les trois dimensions de l'espace, de manière à partager l'œuf successivement en moitiés, quadrants et octants. Les périclines se réaliseraient ensuite suivant des plans parallèles à la surface de l'œuf. Mais les faits se passent rarement de cette manière; par exemple, on n'observe pas l'existence de clivages périclines. Les trois premiers clivages anticlines se passent suivant la règle établie par Sachs chez beaucoup d'œufs alécithes, mais on n'observe pas de divisions périclines. Les clivages s'opèrent en succession régulièrement rectangulaire jusqu'à une période avancée de l'ontogenèse.

Il est rare d'observer la réalisation du schéma sus indiqué dans les cellules animales. Celles-ci modifient facilement leur forme à cause de l'absence de membranes résistantes, et leur situation les unes vis-à-vis des autres est soumise à des variations nombreuses. Ces déplacements modifient dans une mesure considérable, avec d'autres facteurs plus complexes, la direction générale du clivage. Wilson fait observer que les blastomères se disposent toujours de façon à obéir au principe de moindre résistance ou à la plus grande économie d'espace. Ils se conforment à la manière d'être des bulles de savon quand elles sont pressées les unes contre les autres et libres de se mouvoir. Ils prennent alors une forme polyédrique et se placent de façon que les surfaces en contact présentent une aire minima. Ces mouvements et ce polymorphisme des blastomères peuvent modifier considérablement la direction des plans de clivage. Nous ne voulons pas entrer dans le détail de ces processus. Le plus souvent, il est impossible de ne pas admettre que la position des blastomères et la direction de leur division est déterminée par un facteur mécanique. Il est des cas, cependant, où ce principe ne peut être invoqué. Au cours du développement de certains Annélides et Mollusques, le type spiral du clivage, observable pendant les premières phases du développement, cède la place à un type bilatéral au cours duquel est souvent violée la règle du contact minimum (Wilson) : « Nous observons ici une tendance qui opère directement en sens contraire et se trouve facilement victorieuse du facteur mécanique qui prédomine dans les premiers stades; dans quelques cas, comme, par exemple, dans l'œuf de *Clavelina* et autres Tuniciers, cette tendance s'observe dès le commencement. Dans ce cas, cette tendance est manifestement en rapport avec le processus de croissance auquel le futur embryon bilatéral devra sa

forme, et tout essai d'explication de la position des cellules et de la direction du clivage doit tenir compte du processus morphogénétique pris dans son ensemble. »

4e *loi*. — Balfour a émis une loi qui tend à préciser le rythme de la division dans les différentes catégories d'œufs. *La rapidité de la division des blastomères est proportionnelle à la concentration du protoplasme qu'ils contiennent.* Les cellules riches en vitellus nutritif se divisent plus lentement que les cellules riches en vitellus formatif.

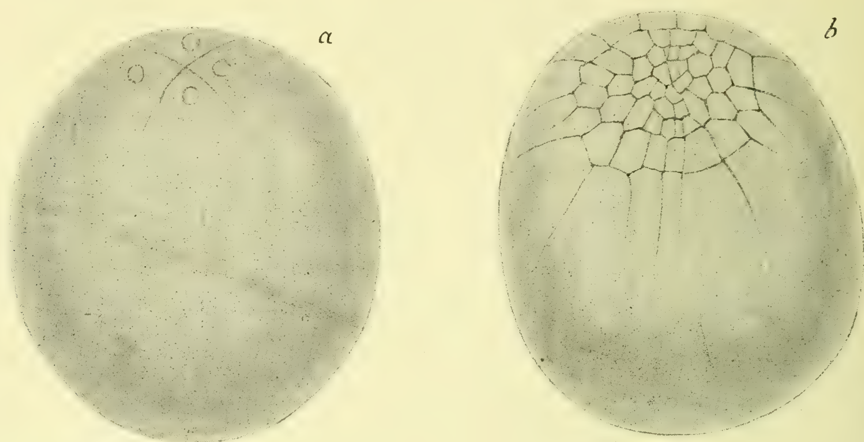
Cette loi s'explique par ce fait que le protoplasme seul est actif pendant la cytodiérèse ; le vitellus nutritif est passif au contraire ; le travail nécessaire au protoplasme, pendant la division des cellules chargées de deutoplasma, est donc très considérable; il est aussi très lent ; d'autre part, comme toute cellule d'un type déterminé doit contenir une quantité de protoplasma toujours égale, les cellules riches en enclaves deutoplasmiques seront donc plus volumineuses que les cellules peu fournies ou dépourvues de deutoplasma. Dans certains cas même, le protoplasme est si rare que la force d'inertie du vitellus ne peut être vaincue; la division cellulaire commencée s'arrête en chemin et n'intéresse pas toute la partie de l'œuf chargée de matériel deutoplasmique. On observe ce fait dans les œufs à pôles différenciés (Poissons, Reptiles, Amphibiens, Oiseaux) ; ils subissent une division égale ou inégale ou partielle, suivant la plus ou moins grande quantité de vitellus nutritif qu'ils renferment.

Nous connaissons déjà la segmentation égale; les blastomères, de taille à peu près égale, du moins au début du développement, obéissent aux lois énoncées ci-dessus. La segmentation inégale se rencontre dans les œufs télolécithes, comme, par exemple, l'œuf de Triton ou de Grenouille; les cellules qui se forment au niveau du pôle animal, dites cellules animales ou micromères, sont beaucoup plus petites que celles qui se constituent au niveau du pôle végétatif, dites cellules végétatives ou macromères ; cette distinction s'accentue de plus en plus au cours du développement, à cause de la division plus rapide des cellules animales (fig. 611, B).

La segmentation partielle se manifeste quand la masse considérable du vitellus nutritif se sépare nettement du protoplasme étalé à sa surface sous la forme d'un disque germinatif. Les sillons de segmentation intéressent seulement toute l'épaisseur du disque germinatif et s'arrêtent au niveau de la surface de la masse vitelline qui demeure indivise (fig. 612, A). Dans la plupart des cas, la segmentation de ce disque germinatif est elle-même inégale, les blastomères périphériques étant plus chargés de deutoplasma que les blastomères centraux. Enfin, les blastomères qui sont immédiatement en contact avec la masse vitelline finissent par subir exclusivement une caryodiérèse non suivie de plasmodiérèse. Ainsi prennent naissance, dans la segmentation partielle, les *noyaux vitellins* ou *mérocytes* du parablaste. D'après certaines observations cependant, chez les Sélaciens et les Reptiles, ces noyaux vitellins proviennent des têtes spermatiques introduites en grand nombre dans l'œuf mûr à la suite d'une polyspermie normale. C'est du moins ce que démontrent les observations de Rückert et d'Oppel, confirmées récemment par les recherches de A. Nicolas.

Il semble donc que la segmentation inégale reconnaisse comme facteur

exclusif la plus ou moins grande quantité de deutoplasme renfermée dans les cellules. Le problème est infiniment plus complexe en réalité, et la segmentation inégale se manifeste au cours de tous les développements. Le moment où elle apparaît varie beaucoup suivant les différentes formes,



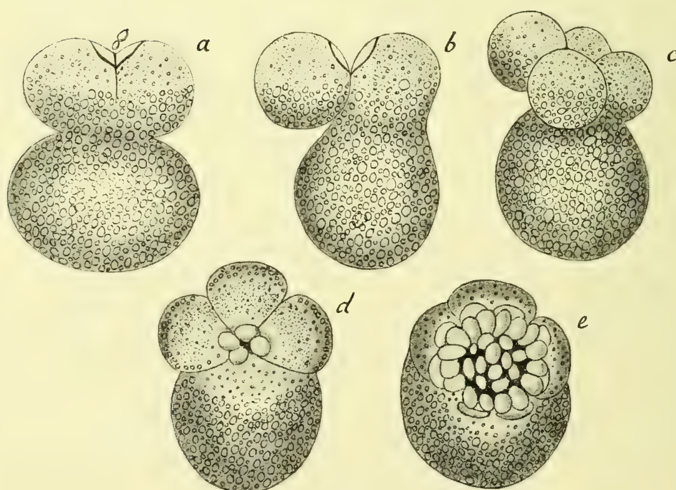


Fig. 611.

A, *a* et *b*, segmentation partielle ou méroblastique chez *Loligo* (Watasé). — B, segmentation chez *Nassa mutabilis*. — *a*, *b*, *c*, formation des macromères. — *d*, *e*, formation des micromères, qui sont au nombre de quatre en *d*, très nombreux en *e*. D'après Bobretzky, fig. empruntée à Korschelt et Heider.

et nous sommes aussi loin d'une explication précise à son sujet que de celle du rythme et de la direction de la division (Wilson). Dans beaucoup de cas, la répartition du vitellus semble ne jouer aucun rôle ; un exemple frappant nous en est donné par les téloblastes ou cellules polaires, caractéristiques du développement chez beaucoup d'Annélides et de Mollusques. Ce

sont des blastomères volumineux, sans deutoplasme, qui s'arrêtent pendant un certain temps dans leurs divisions; ils bourgeonnent ensuite, de petits éléments en succession régulière qui formentde longues files de cellules. Chez le *Nereis* un blastomère volumineux, formé au quatrième clivage, sans deutoplasme et considéré comme le premier somatoblaste, subit successivement trois divisions inégales, puis une division égale, puis trois autres inégales. Chez quelques Annélides (*Aricia*), la cellule mésoblastique primaire, très volumineuse, se divise tout d'abord en deux moitiés égales; puis, chacune de ces cellules-filles donne naissance à deux élé-

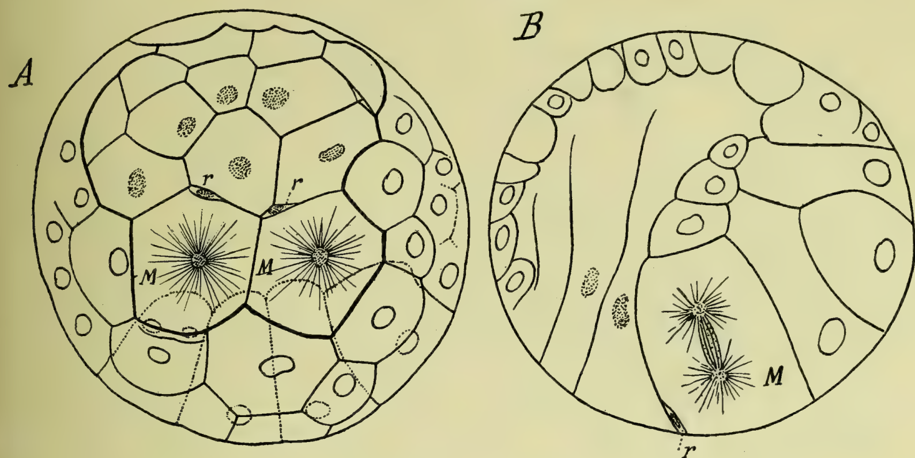


Fig. 612. — *Blastomères rudimentaires chez l'embryon de l'Annélide* Aricia.
A, vue du pôle inférieur. — B, coupe optique sagittale. — M, cellules mésoblastiques primaires. — R, cellules rudimentaires. D'après Wilson.

ments, dont l'un est très petit et peut être comparable au globule polaire d'un ovocyte (fig. 612). A un certain moment, les blastomères, même dans les cas de segmentation primitivement égale, sont tous inégaux, et Lillie a montré qu'en général leur dimension est en relation directe avec celle des parties auxquelles ils doivent donner naissance.

Comme le fait observer Wilson, la loi de Balfour n'est qu'une explication particulière, et il y a des raisons de croire que la cause de la division inégale se trouve en dehors du mécanisme immédiat de la mitose. Elle ne doit pas être recherchée dans l'influence des asters, car ceux-ci sont le plus souvent égaux pendant la prophase, et leur inégalité ne s'accuse que dans les phases ultérieures; il faut admettre qu'il y a là une question de position pour la figure mitotique, la position centrale existant dans les divisions égales, et la position excentrique dans les divisions inégales.

Tous ces faits paraissent insolubles dans l'état actuel de la science; aussi, certains auteurs admettent-ils qu'on ne peut trouver de raison à toutes ces opérations du début de l'ontogenèse en dehors du but morphogénétique que cette dernière se propose de remplir.

CHAPITRE III

Étude analytique des organes constitutifs de la figure cytodiérétique.

Arrêtons maintenant notre attention sur les différents organes de la figure cytodiérétique. Les problèmes les plus considérables ont été posés à propos de ces formations : Doit-on leur attribuer la signification d'organes permanents, dont la continuité substantielle est assurée de génération cellulaire à génération cellulaire ? ou doit-on les considérer comme des différenciations temporaires de la structure générale de la cellule, se réalisant pendant le travail cytodiérétique et perdant leur identité morphologique quand ce travail s'est effectué ? Nous étudierons toutes ces formations à ce point de vue ; après un examen rapide de leur manière d'être morphologique, nous nous appesantirons surtout sur leur genèse, leur évolution et leur destinée.

Article premier. — LA FIGURE CHROMATIQUE DE LA MITOSE

Le noyau au repos contient un réticulum lininien à la surface duquel sont distribuées de fines granulations chromatiques ou microsomes; il renferme en outre un ou plusieurs globules arrondis désignés sous le nom de nucléoles. Les segments chromatiques ou chromosomes se constituent aux dépens du réticulum nucléaire au moment de la mitose ; les mouvements et transformations qui se passent alors dans le noyau pendant la prophase sont bien lisibles à l'aide des procédés actuels de la technique microscopique et ont reçu une solution qui paraît définitive. Il n'en est pas de même à propos des nucléoles ; les controverses soulevées au sujet de leur genèse, de leur nature et de leur signification se retrouvent au sujet de leur manière d'être pendant la mitose et du rôle qu'ils jouent dans l'édification de la figure chromatique. Nous désirons revenir rapidement ici sur ces deux importantes questions.

Dès l'apparition de la prophase, les microsomes augmentent de volume, se soudent bout à bout et constituent un peloton continu désigné sous le nom de spirème. Celui-ci se segmente par divisions transversales en un certain nombre de chromosomes, ou se clive tout d'abord en deux

spirèmes-filles qui se partagent ensuite en une série de doubles chromosomes. Mais ces processus ne se réalisent pas toujours de la manière sus-indiquée, et peu de phénomènes cytodiérétiques sont aussi complexes que les mouvements chromatiques au cours de la prophase. Nous aurons l'occasion d'exposer et de discuter certaines particularités offertes par la figure nucléaire au cours de sa préparation dans les divisions des cellules sexuelles. Nous rappellerons seulement ici que les stades parcourus par cette figure peuvent être, suivant les espèces cellulaires, ou moins ou plus complexes que les stades antérieurement pris pour types. La phase du spirème lâche, par exemple, peut être suivie ou précédée par un raccourcissement du filament nucléinien, qui se resserre et se contracte en un point du territoire nucléaire et représente alors une image spéciale désignée sous le nom de *synapsis* (fig. 613) (Moore).

Les seuls faits sur lesquels nous désirons insister ici sont la constance du nombre de chromosomes dans une espèce donnée et la manière d'être de leur division.

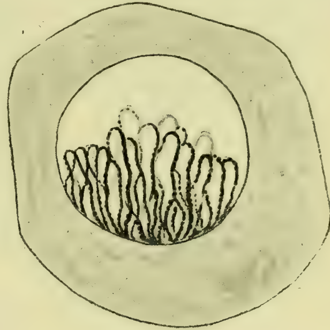


Fig. 613. — *Spermatocyte de premier ordre d'*Helix pomatia Cuv., *pendant la prophase.*
Les anses chromatiques sont rassemblées à l'un des pôles du noyau ; c'est la phase de *synapsis.* × 1.500.

Parmi les résultats fondamentaux fournis par l'étude de la cytodiérèse, la loi de la *fixité du nombre des chromosomes* peut être considérée comme l'un des plus importants. Cette fixité numérique caractérise une espèce cellulaire et se trouve d'ailleurs déterminée, comme nous le verrons ultérieurement, par la fécondation amphimixique. On compte, par exemple, chez l'*Ascaris megalocephala univalens*, 2 chromosomes dans les cellules somatiques et 1 seul dans les cellules reproductrices (Van Beneden) ; chez l'*Ascaris bivalens*, 4 chromosomes dans les cellules somatiques et 2 dans les cellules reproductrices (Carnoy) ; il existe 24 chromosomes chez la Salamandre (Flemming, Rabl), la Genouille (Schottlænder), la Truite (Schwarz), plus de 22 et moins de 28 chez l'Homme (Flemming), 12 dans les cellules-mères du pollen chez *Lilium*, 8 chez l'*Allium*, 16 chez *Listera* (Guignard), etc. (1).

Cette constance, assurée à chaque fécondation par le phénomène de la réduction numérique, a été considérée comme une raison primordiale pour concéder au chromosome la valeur d'une entité nucléaire fondamentale et a servi de substratum à la théorie de l'individualité des chromosomes édifiée par Rabl et Boveri.

L'importance fonctionnelle du chromosome se manifeste surtout dans

(1) Comme toutes les lois biologiques, la loi de constance des chromosomes n'a rien d'absolu ; si elle demeure vraie le plus souvent dans les blastomères de segmentation, il paraît ne plus en être de même dans les cellules tissulaires, où les chromosomes peuvent exister en nombre variable.

la manière d'être de sa division en deux éléments-filles homologues ; tout le processus cytodiérétique gravite autour de cette division, qui se réalise de la manière suivante. On sait que les chromosomes ou le peloton chromatique qui leur a donné naissance sont constitués par une série de grains ou microsomes placés bout à bout. Lors du clivage, soit du spirème, soit des chromosomes constitués par le tronçonnement de celui-ci, ces grains se séparent par fissuration longitudinale en deux moitiés ; ces moitiés s'écartent en bloc les unes des autres et donnent naissance à deux filaments-filles; chacun atteint par nutrition le volume du filament-mère, et sa constitution est *identique* à celle du filament-sœur (fig. 614). C'est pour cette raison que WEISMANN a donné le nom d'*idante* au chromosome, et le nom de division *équationnelle* à la division caractérisée par la constitution de

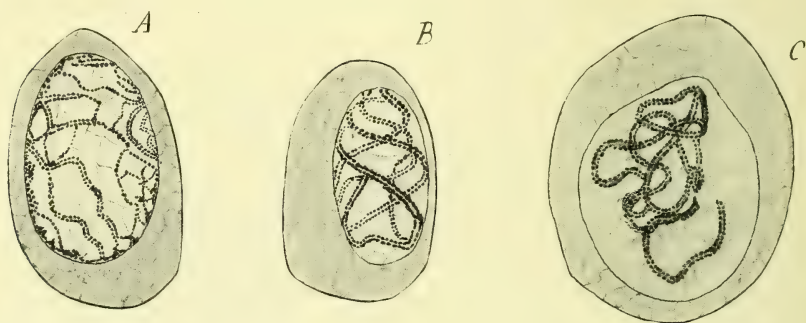


FIG. 614. — *Fissuration longitudinale des chromosomes dans les spermatogonies de l'*Ascaris megalocephala bivalens.

A, début de la prophase. Les microsomes du réticulum nucléaire se sont divisés. — B, C, le réticulum s'est transformé en un spirème constitué de deux rangées de microsomes disposées parallèlement. D'après BRAUER.

chromosomes identiques aux dépens de la fissuration longitudinale de leurs microsomes constitutifs. Les noyaux-filles possèdent donc la même constitution et la même teneur en chromatine, dont chaque parcelle est la reproduction fidèle d'une parcelle identique renfermée dans le noyau sœur. Une fois l'ascension polaire terminée, les noyaux se reconstituent en général par la soudure des chromosomes; ceux-ci reforment un spirème puis un réticulum qui s'isole du cytoplasme par une membrane ; c'est sous l'influence de la chromatine que paraissent se reconstruire les différentes parties de l'appareil nucléaire au repos ; aussi CARNOY a-t-il pu dire « qu'à chaque division l'élément nucléinien se bâtit une nouvelle demeure ».

Est-ce à dire que toutes les divisions des chromosomes se réalisent sur le modèle sus-indiqué ? Il n'en est rien et il ne peut en être ainsi, car si l'on admet avec la majorité des auteurs que la substance nucléaire, l'*idioplasma* de NÆGELI et WEISMANN, possède le rôle directeur et détermine toutes les propriétés de la cellule, les différentes espèces cellulaires d'un même individu doivent renfermer des noyaux différents, susceptibles d'expliquer leurs différences morphologiques et fonctionnelles, bien que ces noyaux soient tous issus par caryodiérèse d'un même noyau originel. WEISMANN explique ces différences par l'existence, au cours de l'ontogenèse, de

divisions hétérogènes, dont le résultat serait la genèse aux dépens d'un noyau-mère de deux noyaux-filles dissemblables par un caractère quelconque.

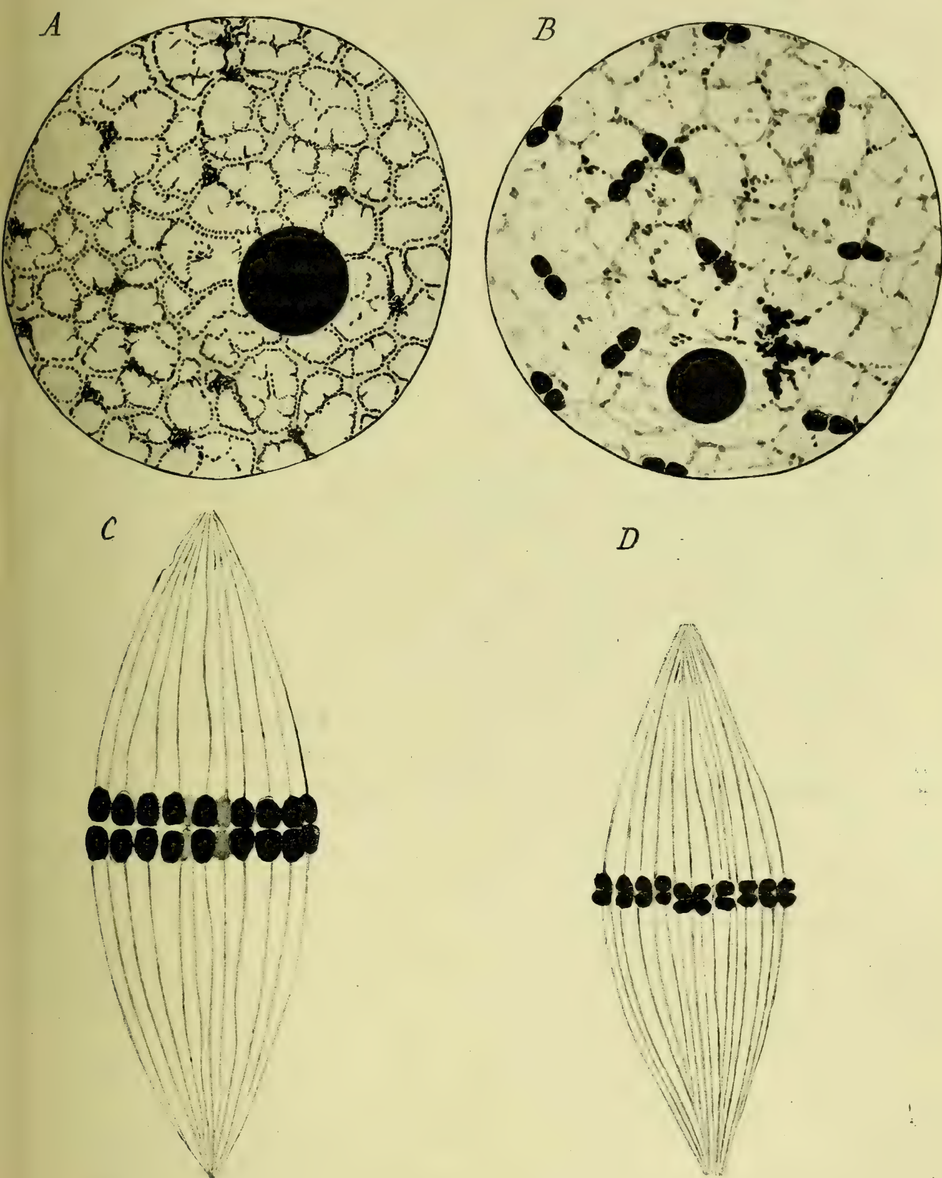


FIG. 615. — Division nucléaire chez *Lithobius forficatus* L.

A, fissuration longitudinale du réticulum chromatique. — B, constitution des chromosomes aux dépens du double réticulum. — C, première division de maturation. — D, deuxième division de maturation avec division transversale des chromosomes. × 1.800.

L'observation a vérifié, en partie du moins, les spéculations de WEISMANN ; elle a montré l'existence de divisions *transversales* des chromosomes qui distribuent aux cellules-filles des chromosomes constitués de *micro-*

somes différents. Ce fait est fréquent au cours de la maturation des produits sexuels chez un grand nombre d'espèces où ces divisions ont reçu le nom de *divisions réductrices* ou *réductionnelles* (WEISMANN) (fig. 615). Mais cette observation n'a pas été généralisée et l'on a démontré l'existence de divisions équationnelles dans des cas où la théorie réclame le plus impérieusement l'existence de divisions réductrices. D'ailleurs, l'imperfection de nos moyens techniques ne nous permet guère d'aborder ces questions que d'une manière théorique.

Le moment où se produit cette division des chromosomes est assez variable ; la division longitudinale peut se faire avant l'édification du spirème dès le stade de réticulum (*Lithobius* par exemple). Elle peut être plus précoce encore. Il est des cas où la division des chromosomes se manifeste pendant la phase de l'ascension polaire, comme chez la Salamandre (FLEMMING, MEVES), ou chez certains Arthropodes (CARNOY). Dans les cellules sexuelles qui vont subir coup sur coup deux divisions successives (spermatocytes et ovocytes de premier ordre), on assiste à la préparation et à la division des chromosomes pour les deux caryodiérèses consécutives. Les segments nucléaires, constitués dans les cytes de premier ordre, se partagent chacun en deux éléments-filles qui subissent aussitôt une deuxième division ; on constate ainsi l'édification, aux dépens d'un seul chromosome-mère, de 4 chromosomes petites-filles qui restent généralement réunis les uns aux autres par des filaments de linine et constituent un *groupe quaterne ou tétrade ;* la première division partage chacun de ces groupes en deux *dyades*, et la seconde partage les dyades en leurs éléments constitutifs.

Dans tous les cas, les nombreuses transformations subies par la chromatine à l'occasion de la cytodiérèse, la longue préparation des chromosomes, la constance de leur nombre dans une espèce donnée, la précision de leur cinèse, l'équivalence chromatique des noyaux-filles, tous ces faits nous font entrevoir l'extrême importance de cette substance nucléaire et justifient les recherches réalisées à son sujet. Ils paraissent aussi justifier les inductions des théoriciens qui ont placé dans cette substance vivante fondamentale, dans cet *idioplasma*, la base de leurs systèmes biogénétiques. Mais nous concevrons mieux encore la valeur de la chromatine quand nous l'aurons suivie dans la préparation des produits sexuels et dans la fécondation, où nous pourrons, à bon droit semble-t-il, la considérer comme le support des qualités héréditaires.

Le sort du nucléole pendant la mitose et son rôle dans la constitution de la figure chromatique sont relativement peu connus. Nous nous contenterons de citer sans les discuter les opinions divergentes émises à ce sujet, et dues sans doute à ce qu'il ne s'agit pas dans tous les cas de formations homologues. La substance nucléolaire ne participe pas à la constitution de la figure chromatique de la mitose, d'après un grand nombre d'auteurs ; dans certains objets, il est rejeté dans le cytoplasme lors de la disparition de la membrane nucléaire [chez *Æquorea* (HÆCKER), chez *Myzostoma glabrum* (WHEELER, KOSTANECKI), chez *Aulastomum gulo* (PLATNER), chez certaines Grégarines (CUÉNOT)], etc. Dans d'autres cas, on aperçoit ses résidus ou les produits de sa désintégration à côté de la figure mitotique : PRENANT, MEVES et v. KORF ont constaté ce fait chez les Myriapodes, indépendamment des

nombreuses observations analogues faites sur d'autres objets. Dans d'autres cas encore, les nucléoles se dissolvent pendant la mitose sans qu'il soit facile de déterminer ce que deviennent les produits de cette dissolution. Plusieurs auteurs admettent que ces produits sont absorbés par les chromosomes (Went), ou peuvent prendre part à l'édification du fuseau (Czermack). D'après Carnoy et Lebrun chez les Urodèles, les nucléoles nucléiniens de l'ovocyte se pulvérisent en granulations chromatiques qui servent à la constitution des chromosomes de la première mitose de maturation.

Article 2. — LES CENTRES CINÉTIQUES DE LA MITOSE ASTER, SPHÈRE ATTRACTIVE, CORPUSCULE CENTRAL

I. — L'aster.

L'aster présente son développement maximum au cours de la métaphase dans la majorité des objets. Le plus souvent, les irradiations astériennes sont de faibles dimensions et encore peu visibles pendant l'anaphase. Elles deviennent très puissantes et peuvent même s'entre-croiser au niveau de l'équateur cellulaire pendant la métaphase. Tout autour de ce plan d'entre-croisement des deux asters se trouve une zone protoplasmique libre d'irradiations ; c'est la *zone de ceinture* (His) ; l'étranglement du corps cellulaire se réalisera à ce niveau pendant la télophase (fig. 616).



Fig. 616. — Spermatocyte de premier ordre de *Scolopendra cingulata*.
Métaphase. Les irradiations astériennes s'étendent dans presque tout le territoire cellulaire et s'entre-croisent partiellement au niveau de l'équateur. Autour de ce plan d'entre-croisement se trouve la zone de ceinture. × 800.

Il existe un certain nombre d'exceptions à la règle sus-indiquée. Dans les spermatocytes de Salamandre, les irradiations astériennes, très puissantes pendant la prophase, diminuent de plus en plus de dimensions et d'importance, pour devenir presque invisibles pendant la phase de plaque équatoriale (Meves). Elles s'effacent également très tôt chez le *Lithobius*, comme chez certains Crustacés (Carnoy). D'une manière générale, les asters sont moins développés dans les cellules pauvres en cytoplasme que dans les

cellules riches en cytoplasma, comme, par exemple, les gros blastomères de segmentation. Ils pourraient même faire défaut au stade de la métaphase; Bolles Lee n'a jamais rencontré aux pôles fusoriaux des spermatogonies de l'*Helix pomatia* d'asters formels ; il en est de même dans la plupart des cytodiérèses végétales et dans un grand nombre de divisions de maturation de l'œuf (fig. 617).

La question des connexions des filaments astériens est intéressante à connaître, parce qu'elle a servi de base à certaines théories explicatives de la mécanique cytodiérétique. Quand ces rayons astériens sont très développés, ils peuvent atteindre la membrane cellulaire (Heidenhain, Kostanecki, etc.); ils peuvent aussi, dans d'autres cas, se perdre dans le cytoplasma et se continuer avec le réticulum plastinien (Prenant chez *Scolopendra*, Van der Stricht chez *Thyzanozoon Brocchi*).



Fig. 617. — *Ovocyte de premier ordre d'*Ascaris *du Porc.* Première division de maturation au stade de la métaphase On ne distingue pas d'asters aux sommets du fuseau. × 1.600.

Leurs connexions vis-à-vis de la sphère attractive et des centrosomes a été diversement interprétée par les auteurs. Avec van Beneden, Boveri, Erlanger, les uns admettent que les irradiations astériennes ne parviennent pas jusqu'au centrosome, mais s'arrêtent au niveau de la zone externe de la sphère attractive. Pour les autres, au contraire (Kostanecki et Wierzejski, Francotte, etc.), les filaments astériens s'attachent directement sur les centrosomes, de telle sorte qu'on peut considérer le corpuscule central comme le centre des rayons cytoplasmiques.

La question la plus importante à résoudre au sujet de l'aster est celle de sa genèse et de sa destinée. Il s'agit, en effet, de savoir si nous avons affaire dans l'aster à un organe cellulaire distinct ou à une formation temporaire qui se réalise aux dépens de la substance cellulaire au moment du travail mitotique. Les deux opinions ont été soutenues par les auteurs.

Boveri a défendu la théorie de la spécificité des rayons astériens, de la sphère attractive et du fuseau ; il accorde à toutes ces formations la même origine aux dépens d'une substance spéciale, l'*archoplasma*. Il désigne sous le nom d'*astrosphère* l'aster et la sphère attractive des autres auteurs : « Je définis astrosphère, dit-il, le complexus cellulaire qui se distingue, autour du centrosome, du protoplasma indifférent, par une substance et une structure spécifiques. Astrosphère signifie, par conséquent, le système rayonné centré autour du centrosome... » Cette substance serait constituée par des granules spéciaux ou microsomes agrégés autour du centrosome. Ils se

multiplient et se disposent en longues files au moment de la mitose et pénètrent sous la forme de rayons à l'intérieur de la substance cellulaire. Ils sont à nouveau réintégrés autour des centrosómes-filles en deux masses archoplasmiques-filles à la fin de la mitose.

Boveri est revenu sur cette opinion dans ses travaux ultérieurs. Il admet que les rayons archoplasmiques peuvent être formés autour du centrosome par une sorte de cristallisation du cytoplasme ; il s'agirait là d'une formation nouvelle, mais n'ayant aucune connexion avec le réticulum général de la cellule.

La majorité des auteurs admet actuellement que l'aster est une formation qui se différencie aux dépens du cytoplasme pendant la cytodiérèse ; ils appliquent à la structure des asters la théorie qu'ils se sont faite sur la structure élémentaire du cytoplasma.

Pour Bütschli, le créateur de la théorie alvéolaire, l'aster est constitué par les alvéoles cytoplasmiques orientés radiairement autour du corpus-

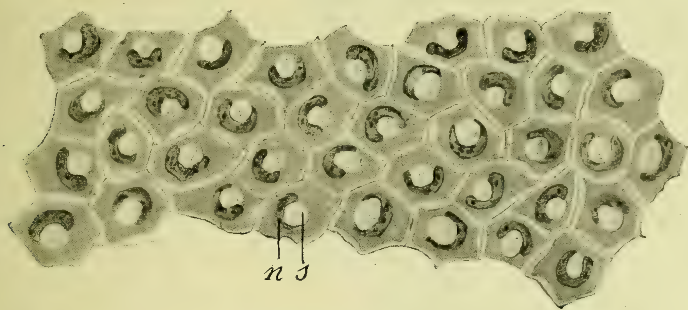


Fig. 618. — *Vue de face de l'épithélium pharyngien de Salpe* (Salpa punctata F.). *n*, noyau. — *s*, sphère attractive. × 375. D'après Ballowitz.

cule central ; son apparence fibrillaire est due à une illusion d'optique, ces fibrilles étant constituées par les parois limitant les rangées d'alvéoles. Cette opinion a naturellement été partagée par les biologistes qui professent, dans ce qu'elles ont d'essentiel, les idées de Bütschli (Erlanger, Eismond, Herfort, etc.). D'autre part, les partisans de la théorie fibrillaire du cytoplasme considèrent l'aster comme une différenciation de la structure cellulaire, déterminée par l'orientation des filaments cytoplasmiques autour du corpuscule central ; pour Van Beneden, cette orientation des fibrilles achromatiques serait concomitante de l'apparition dans le cytoplasme de deux centres d'attraction magnétique.

Quoi qu'il en soit de son origine, la formation astérienne disparaît progressivement pendant l'anaphase et la télophase, et il n'en subsiste pas trace, dans la grande majorité des cas, à la fin de la division cellulaire. Quelquefois, cependant, l'irradiation astérienne peut persister telle quelle pendant la période de repos cellulaire. M. Heidenhain l'a figurée dans les leucocytes de la *Salamandra maculosa*, Ballowitz dans les cellules de l'épithélium superficiel des Salpes (fig. 618), Solger dans les cellules pigmentaires du Brochet, etc. Mais ce ne sont là que des cas isolés. Aussi paraît-il

plus vraisemblable de considérer l'aster comme une formation due à une différenciation momentanée de la charpente cytoplasmique générale qui se constitue, dans un très grand nombre de cellules, à l'occasion du travail mitotique. Son rôle dans la cytodiérèse paraît assez obscur; l'aster présente, en effet, des variations considérables dans son développement suivant les éléments et suivant les différentes phases mitotiques; de plus, dans beaucoup de cellules, on n'a pu en constater l'existence.

II. — Sphère attractive.

Il existe pendant la mitose, au milieu de l'aster et autour du corpuscule central, une zone différenciée appelée *sphère attractive*. Sa présence, sans être générale, est assez constante. C'est Van Beneden, en 1883, qui a observé pour la première fois, aux extrémités des fuseaux de segmentation chez l'*Ascaris*, des corps clairs et sphériques; il leur a attribué la dénomination sus-indiquée en raison de leur rôle probable dans la cytodiérèse. En 1887, dans un travail fait en collaboration avec Neyt, il étudie d'une manière plus approfondie la constitution de la sphère attractive et la considère comme un organe constant de la cellule. Les recherches d'un grand nombre de biologistes (1) ont confirmé les observations de Van Beneden dans ce qu'elles ont d'essentiel. Cependant, malgré le nombre considérable des travaux édifiés sur cette question, les auteurs sont loin d'être d'accord sur la constitution morphologique de la sphère, comme sur son origine, sa destinée et sa signification.

A. Constitution morphologique. — Si l'on se place au point de vue morphologique, on peut distinguer plusieurs types de sphère attractive. Dans un premier type, ou *type radié*, les sphères sont traversées par des rayons astériens plus ou moins visibles et qui vont s'insérer sur le corpuscule central. Dans un deuxième type, fréquent surtout dans les gros blastomères de segmentation, leur substance offre une structure réticulée. C'est le *type réticulé*. En troisième lieu, on a constaté aussi l'existence de sphères moins volumineuses, plus simples que les précédentes et représentées par une seule zone différenciée autour du corpuscule central. Dans certains cas, enfin, la sphère attractive n'existe pas.

a) Le type de la sphère attractive radiée a été découvert par Van Beneden dans les blastomères de l'*Ascaris megalocephala*. Cet auteur représente la sphère comme un corps arrondi, finement granuleux, plus homogène que le vitellus ambiant, et muni en son centre d'un granule très colorable, le centrosome ou corpuscule central (fig. 619). On y distingue une zone interne, claire et finement granuleuse, la *substance médullaire*, et une zone concentrique à cette dernière, plus grossièrement granuleuse, la *substance corticale*. Quand les objets ont été traités par des réactifs convenables, on peut distinguer, dans ces sphères attractives, de fines stries qui se continuent

(1) Boveri, Flemming, O. Hertwig, Bütschli, Mark, Vialleton, Rabl, Kölliker, Henneguy, His, etc.

avec les rayons astériens et qui viennent s'insérer sur les corpuscules centraux (fig. 620). Les partisans de la théorie alvéolaire du protoplasma admettent que la sphère est constituée par un arrangement des alvéoles en cercles concentriques et en sens radiaire ; les voies radiaires des alvéoles traversent toute la masse de la sphère jusqu'au corpuscule central lui-même ; d'autre part, elles s'insinuent dans le cytoplasme indifférent parmi les vacuoles et les enclaves jusqu'à la limitante cellulaire. Ce sont les parois de ces rangées d'alvéoles qui donnent l'illusion des filaments astériens insérés sur le centrosome (fig. 624).

La plupart des auteurs ont retrouvé dans les objets les plus différents les particularités morphologiques découvertes par Van Beneden chez l'*Ascaris megalocephala*. Mais ils ont interprété de façon fort différente les images qu'ils ont eues sous les yeux. Ces différences d'interprétation tiennent à une observation faite par Boveri. Cet auteur a découvert dans le corpuscule central de Van Beneden un granule très petit, le *grain central* ou *centriole*. Certains biologistes ont alors identifié le centriole de Boveri avec le corpuscule central de Van Beneden et ont rattaché le reste du centrosome à la substance médullaire de la sphère attractive (Meves, Van der Stricht). Cette interprétation se comprend quand on étudie la sphère chez certains objets. Les filaments astériens s'insèrent, en effet, sur le centrosome dans les mitoses de maturation des ovocytes chez le *Thysanozoon Brocchi* (Van der Stricht) ; on ne distingue pas, dans ces cellules, de zone correspondant à la substance médullaire de la sphère attractive. Mais de telles images paraissent relativement rares et cette interprétation ne peut s'appliquer au cas de l'*Ascaris megalocephala*. Boveri a montré récemment que la substance médullaire existe toujours dans les centres cinétiques de cet objet. Le centrosome est plongé dans cette substance, et le centriole représente une formation nouvelle qu'il a distinguée au centre du corpuscule central et qui avait échappé aux recherches de Van Beneden.

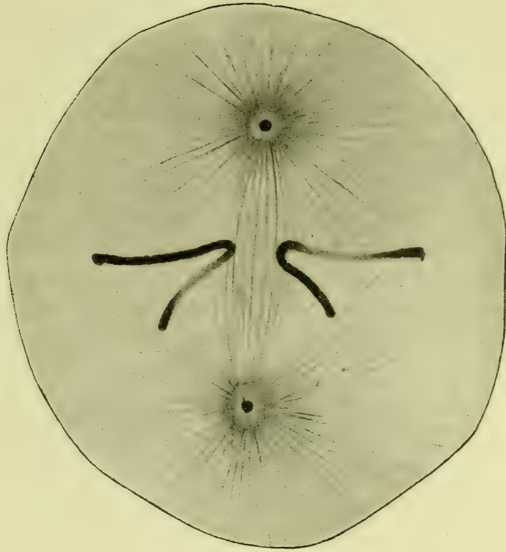


Fig. 619. — *Première division de segmentation chez l'*Ascaris megalocephala univalens. *Métaphase.*

Au niveau des pôles fusoriaux, on distingue les centrosomes et la sphère attractive avec ses deux zones, une zone interne claire (substance médullaire) et une zone externe plus sombre et granuleuse (substance corticale). × 1.800.

b) Les sphères attractives du type réticulé sont des formations très

volumineuses à structure plus ou moins grossièrement réticulée, et dans lesquelles on ne peut distinguer les zones concentriques que l'on observe toujours dans le type précédent. Les irradiations astériennes s'insèrent à leur périphérie et il est rare de les voir s'enfoncer à l'intérieur de leur substance. On observe de telles sphères réticulées dans les mitoses de maturation et de segmentation d'un grand nombre d'œufs (Echinodermes, Céphalopodes) (fig. 621). Dans la plupart de ces éléments elles sont tout d'abord

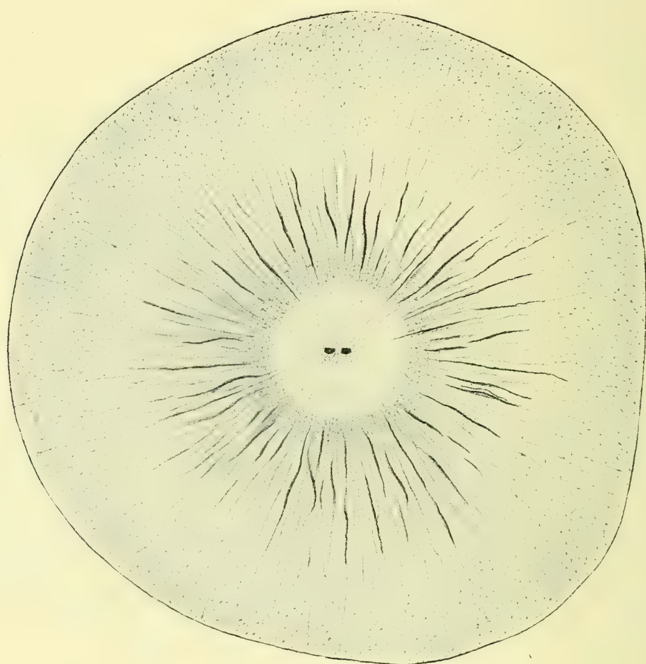


Fig. 620. — *Spermatocyte de premier ordre de* Scolopendra cingulata.

Vue polaire d'un centre cinétique. Sphère attractive à type radié avec une large zone médullaire centrale, claire, parcourue radiairement par les prolongements des irradiations astériennes. Tout autour de cette zone médullaire se trouve la zone corticale de la sphère attractive, plus sombre et plus grossièrement granuleuse, et à partir de laquelle divergent les filaments de l'aster. Au milieu de la zone médullaire se trouve le centrosome avec deux centrioles. × 1.200.

peu volumineuses et sont constituées par un amoncellement peu abondant de cytoplasme autour du centrosome. Cet amoncellement augmente de volume à la fin de la prophase et pendant la métaphase ; il diminue pendant l'anaphase et la télophase et revient peu à peu à ses dimensions premières. L'augmentation de volume continue dans certains cas à se manifester pendant l'anaphase et la télophase, et c'est à l'intérieur de ces sphères que les noyaux-filles viennent se reconstituer (fig. 622). Vejdowsky et Mrazèk, chez *Rhynchelmis*, ont décrit des faits analogues et ont donné à la substance constitutive de la sphère le nom de *périplaste.*

c) A côté de ces sphères complexes et volumineuses, il en existe de plus simples, surtout dans les cellules pauvres en cytoplasma, et constituées par une faible zone cytoplasmique différenciée autour des corpuscules cen-

traux et au centre de l'aster. Mais on observe aussi beaucoup de mitoses qui ne montrent aucune formation rappelant les sphères attractives ; ce cas est fréquent dans les mitoses de maturation des ovocytes (CARNOY et LEBRUN chez Triton, BEHRENS chez la Truite, etc.). Aussi bien, ces dernières observations, comme l'extrême variabilité des aspects morphologiques de la sphère, semblent-elles indiquer que celle-ci peut être considérée comme contingente et nullement nécessaire à la mécanique cytodiérétique ; nous pourrons d'ailleurs discuter cette question en meilleure connaissance de cause quand nous serons renseignés sur l'origine et la destinée de la sphère attractive.

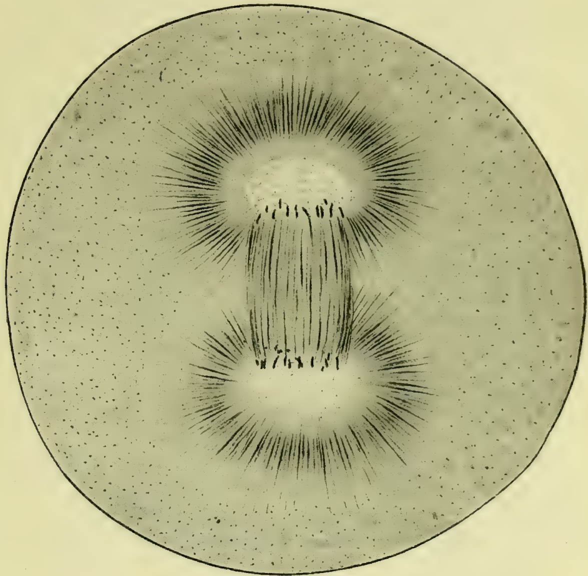


FIG. 621. — *Première division de segmentation chez* Strongylocentrotus lividus BRIT. *Anaphase.*

Au centre de chaque aster, on observe une sphère attractive à structure nettement réticulée, à l'intérieur de laquelle se reconstituera le noyau. × 1.200.

B. Origine et destinée de la sphère attractive. — Nous connaissons maintenant la structure de la sphère et les principales opinions émises au sujet de sa valeur morphologique ; aussi contradictoires sont les notions acquises au sujet de sa genèse et de sa destinée à la fin de la mitose.

a) Les premiers observateurs ont été naturellement tentés de ranger la sphère attractive parmi les organes cellulaires qui se développent au moment de la mitose aux dépens d'un protoplasme particulier qui se transmet substantiellement de cellule à cellule. Telle est l'opinion de VAN BENEDEN et de BOVERI, qui a donné à ce cytoplasme particulier et à celui de l'aster le nom d'*archoplasma*. FLEMMING a confirmé ces données; d'après lui, la sphère est un organe en rapport avec la polarité de la cellule, en est le centre dynamique pour ainsi dire, et possède peut-être une importance plus considérable que le noyau lui-même. Les sphères attractives-filles proviennent donc de la substance spécifique de la sphère-mère ; telle est l'opinion des auteurs précédents, opinion partagée d'ailleurs par beaucoup de biologistes à la suite de leurs recherches sur les objets les plus différents (RABL, KÖLLIKER, BALLOWITZ, VEJDOWSKY et MRAZÈK, etc.).

Dans les cellules dont les divisions successives sont séparées par un intervalle plus ou moins long de repos cellulaire, on a cherché à suivre les

transformations de la sphère pendant cette période et la genèse des sphères-filles lors de la mitose. Certains observateurs ont cru retrouver la substance de la sphère dans les corps juxta-nucléaires appelés *Nebenkerne*, dont la substance est homogène ou filamenteuse. Mais ils n'ont pas toujours nettement démontré que les Nebenkerne en question proviennent de la sphère, et en proviendraient-ils qu'il resterait à prouver que la sphère nouvelle s'édifie à leurs dépens. On a démontré récemment, dans un certain nombre d'objets, que ces formations n'avaient rien à faire avec l'édification de la sphère attractive au début de la mitose (Erlanger chez *Blatta*, Meves, Niessing, dans les cellules testiculaires de Salamandre, etc.) Ces observations paraissent donc infirmer l'opinion de la continuité substantielle de la sphère, aussi a-t-on voulu rechercher l'origine de celle-ci dans les appareils les plus différents de l'organisme cellulaire.



Fig. 622. — *Première division de segmentation chez* Strongylocentrotus lividus Brit.

Phase de reconstitution des noyaux à l'intérieur des sphères attractives. × 1.200.

b) Les observateurs qui font dériver la sphère de la différenciation de certaines parties constitutives de la cellule la font provenir du centrosome, du noyau ou du cytoplasme cellulaire.

D'après une première manière de voir, les corpuscules centraux des sphères-mères augmentent progressivement de volume à la fin de l'anaphase. Leur substance homogène se gonfle, se transforme en vésicules d'abord très petites, puis de plus en plus volumineuses, et donne ainsi naissance aux sphères attractives-filles. De nouveaux corpuscules centraux se différencient à l'intérieur de celles-ci, et les sphères-mères dégénèrent. Cette manière de voir a été défendue par O. Hertwig chez *Actinosphærium*, par Lillie dans les mitoses de maturation de l'œuf d'*Unio*, par Behrens chez la Truite, etc... Il y a lieu de se demander à ce sujet si, dans certains cas, les centrosomes n'ont pas échappé à leurs recherches à cause des diffi-

cultés de l'observation ou de l'imperfection des méthodes techniques actuelles.

Les sphères pourraient également se différencier aux dépens de certaines parties du noyau. Van der Stricht, dans les mitoses de maturation chez *Thysanozoon Brocchi*, leur attribue pour origine une certaine partie de

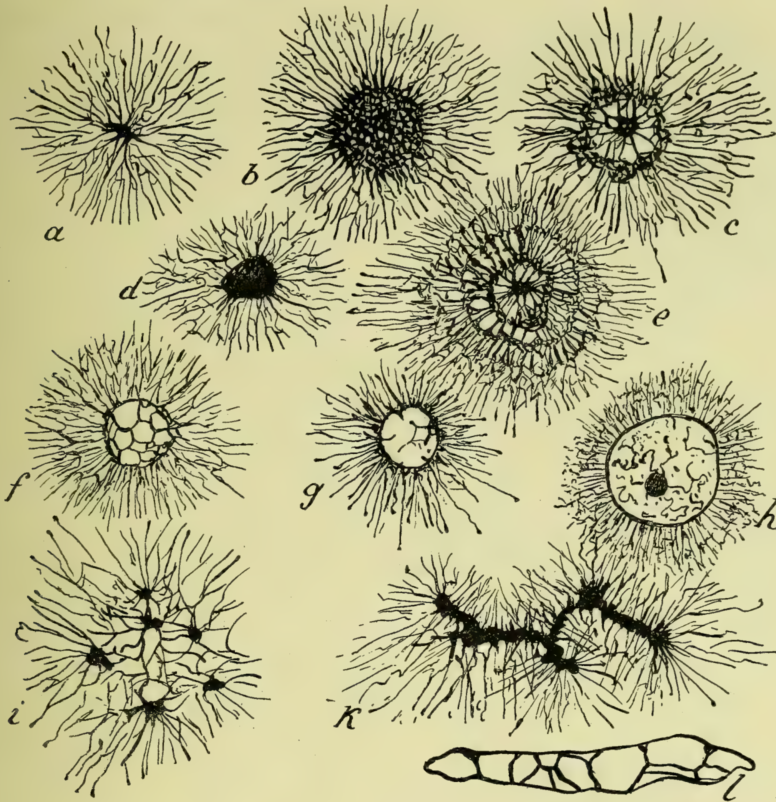


Fig. 623. — *Différents types de sphères attractives et de centrosomes.*
On constate que la substance des sphères est constituée par les parois des alvéoles cytoplasmiques disposées en sens radiaires et concentriques. D'après Eismond.

la membrane nucléaire qui s'accroît et se différencie en corpuscule central et sphère attractive. Il faut ajouter que Schockaert, qui a exécuté des recherches récentes sur le même objet, n'admet pas que les sphères attractives représentent un organe permanent de la cellule.

Ces derniers faits paraissent assez rares ; d'après beaucoup d'auteurs, les sphères attractives s'édifient aux dépens d'une différenciation momentanée de la charpente cytoplasmique générale. Sous l'influence des centres d'attraction réalisés au niveau des points où se trouvent les centrosomes, et peut-être sous l'influence de ces derniers, la substance filaire du cytoplasme s'oriente en lignes convergentes qui subissent des modifications de structure au niveau de leur région centrale (Kostanecki et Siedlecki). Ces régions cytoplasmiques modifiées constituent les sphères attractives ; il faut les considérer comme des organes transitoires, qui se forment à nouveau

autour du corpuscule central à chaque division mitotique. Erlanger insiste sur ce fait que c'est seulement sa structure et non sa substance qui donne à la sphère sa spécificité ; sphère, rayons astériens, comme les fibres fusoriales d'ailleurs, sont, d'après lui, le résultat de l'arrangement des alvéoles cytoplasmiques en sens radiaire et concentrique (fig. 623). D'après Eismond, dans les blastomères du *Triton* et du *Siredon*, la sphère attractive représente un territoire du corps cellulaire dans l'étendue duquel les mailles polygonales du cytoplasme sont orientées en sens radiaire, les mailles centrales étant plus serrées que les mailles périphériques (fig. 624). La sphère attractive apparaît comme le résultat d'une configuration particulière d'une certaine région du cytoplasme, dans l'étendue de laquelle la charpente protoplasmique, à cause de la finesse de ses mailles et par suite d'une certaine condensation, se différencie nettement du corps cellulaire. Cet amoncellement ne montre aucune différenciation particulière et sa configuration peut varier dans de grandes proportions ; il apparaît seulement dans certaines conditions physiologiques de la cellule, à l'occasion du travail mitotique ; aussi l'auteur ne croit-il pas qu'il s'agit ici d'un organe cellulaire constant et polymorphe, mais d'une formation « endocinétique ». Les observations que l'on peut faire sur les cellules sexuelles de *Lithobius*, *Geophilus*, *Scolopendra*, tendent à faire partager cette opinion ; dans ces objets, surtout chez *Scolopendra*, se développent des sphères attractives et des asters d'une beauté incomparable ; mais ces formations disparaissent rapidement après la télophase, et il ne subsiste rien dans le cytoplasme qui puisse faire admettre la persistance de la substance qui les constitue.

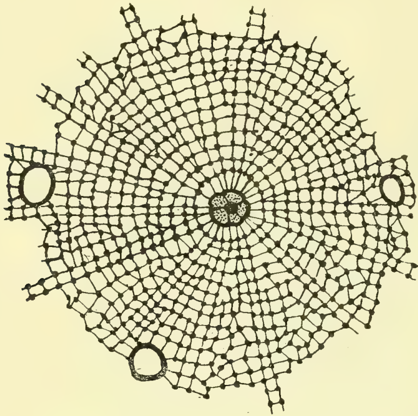


Fig. 624. — *Représentation schématique de la structure de la sphère attractive.* D'après Erlanger.

Bien qu'il n'y ait pas unanimité à ce sujet, il paraît vraisemblable de considérer la sphère et aussi l'aster comme une différenciation de la structure cellulaire générale sous l'action des forces développées au moment de la cytodiérèse et dont le point de convergence est localisé au niveau de ces formations. Mais, quoi qu'il en soit de leur nature morphologique, on est plus renseigné, semble-t-il, sur leur signification fonctionnelle. Elles jouent un rôle dans l'attraction des chromosomes pendant l'ascension polaire, d'après l'opinion le plus généralement admise. Les modifications considérables de

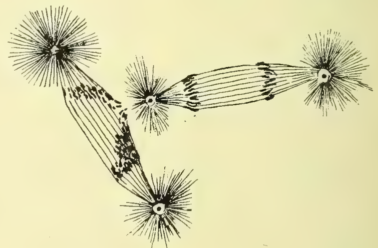


Fig. 625. — *Mitoses dans le parablaste de la Truite.*
Action des sphères attractives sur les chromosomes d'un système mitotique voisin. D'après Henneguy.

leur volume pendant la mitose indiquent qu'il se passe à leur niveau un déploiement de forces à double polarité. Elles augmentent en effet de volume pendant l'ascension polaire, c'est-à-dire pendant leur travail maximum, et diminuent ensuite pendant l'anaphase et la télophase. Ce sont ces phases successives d'accroissement et de diminution que His a caractérisées sous les noms de *phases diastolique et systolique* de la sphère. Une observation de Henneguy montre nettement l'influence qui se manifeste au niveau de ces centres sur les corps voisins. Dans les noyaux en division du parablaste de la Truite, si les chromosomes d'un noyau en cinèse se trouvent dans le voisinage d'une sphère attractive appartenant à un système mitotique voisin, ces chromosomes se disposent sur le côté du fuseau orienté vers cette dernière (fig. 625). C'est donc bien au niveau de ces sphères que s'exercent les forces qui se déploient pendant la cytodiérèse. Mais il ne faut pas oublier que certaines actions intracellulaires peuvent déterminer la cytodiérèse sans déterminer en même temps la genèse ou avoir pour substratum les formations en question.

Article 3. — CORPUSCULE CENTRAL OU CENTROSOME

Au centre de la sphère attractive et aux sommets du fuseau, comme nous le savons, il existe, dans l'immense majorité des cas, un ou plusieurs granules très colorables, les centrosomes ou corpuscules centraux. Ces corpuscules centraux sont représentés sous des formes diverses dans presque toutes les mitoses. Alors même que les irradiations astériennes et la sphère attractive ne seraient pas différenciées pendant la cytodiérèse, les corpuscules centraux demeurent le plus souvent aux sommets du fuseau, où ils peuvent être à nu dans la substance cytoplasmique : ils représentent donc la partie la plus constante des centres cinétiques. Cependant, le centrosome a échappé aux recherches les plus minutieuses dans un certain nombre de mitoses. De plus, s'il est souvent bien visible dans les éléments au repos, il existe un grand nombre de cas où il est impossible de le mettre en évidence. De ces observations contradictoires sont issus les deux courants d'opinions émises au sujet de sa valeur en tant qu'organe cellulaire. Les premiers auteurs (Van Beneden, Boveri), qui ont étudié le corpuscule central si net dans les blastomères en segmentation rapide, l'ont considéré comme un organe permanent et jouant un rôle primordial dans la dynamique de la cellule ; c'est le *primum movens* de la division et en même temps une entité cellulaire au même titre que le noyau ; de là l'adage *omne centrosoma a centrosomate* (Prenant), imité de l'*omnis nucleus a nucleo* et de l'*omnis cellula a cellula.*

La réaction contre ce droit de cité, pour ainsi dire, accordé au nouveau venu parmi les organes cellulaires n'a pas tardé à se faire, et, passant peut-être d'un excès dans l'autre, beaucoup d'auteurs refusent au centrosome toute autonomie et même toute signification physiologique. La question que nous nous sommes posée déjà au sujet de la spécificité de l'aster et de la sphère attractive se pose donc à nouveau à propos du centrosome. Nous allons entreprendre son étude surtout en nous plaçant à ce point de vue, et

commencerons par analyser ses principaux caractères morphologiques pendant les différentes phases de la cytodiérèse.

A. **Morphologie.** — Il est difficile de donner une définition morphologique du centrosome ou corpuscule central. Comme nous l'avons vu (p. 729), Boveri distingue deux parties dans le centrosome découvert par Van Beneden chez l'*Ascaris megalocephala :* un granule central, extrêmement petit, le *centriole*, et une zone périphérique, de nature moins chromatique et qui forme la masse la plus volumineuse du centrosome (fig. 626). Ziegler, chez le même objet, admet l'interprétation de Boveri et appelle le centriole de Boveri sous le nom de *microcentrosoma*, et la zone périphérique qui l'entoure sous le nom de *macrocentrosoma*. Certains auteurs ont retrouvé une disposition analogue chez d'autres espèces animales et confirmé la manière de voir de Boveri dans ses traits essentiels, comme Francotte chez les Polyclades. On peut retrouver cette structure du centrosome dans un grand nombre d'autres objets, par exemple dans les mitoses spermatocytaires de certains Myriapodes (*Lithobius forficatus*, *Scolopendra morsitans*) et de l'*Astacus fluviatilis* ; il en est de même dans les divisions de segmentation chez l'*Helix pomatia*, comme l'indique la figure ci-contre (fig. 627).

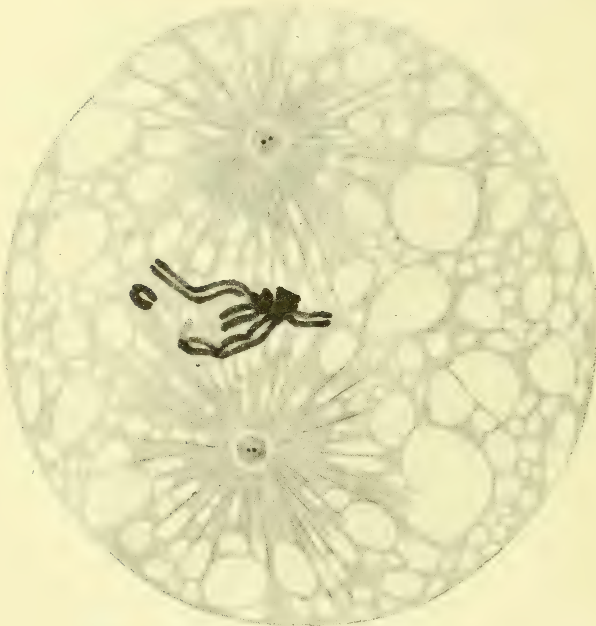


Fig. 626. — *Première division de segmentation de l'*Ascaris megalocephala bivalens.

Métaphase. Chaque centrosome renferme deux centrioles ; le centriole unique, dans les stades antérieurs, s'est dédoublé, et ce dédoublement va déterminer la division du centrosome. × 2.000. D'après Boveri.

D'après une autre interprétation, le centriole représente seul le centrosome vrai, et la zone périphérique qui l'entoure doit être rattachée à la sphère attractive. Nous avons vu que Boveri a infirmé cette manière de voir. Son centrosome est bien l'équivalent du corpuscule central de Van Beneden ; le grain central représente une formation qui avait échappé aux recherches de ce dernier auteur et dont la division précède et détermine celle du centrosome. La substance de ce dernier, en partie ou en totalité, est éliminée pendant la mitose, ou se fusionne avec celle de la sphère, ou participe à l'édification du fuseau central (comme chez *Diaulula sandiegiensis*, par exemple). L'auteur admet comme possible que la substance des centrosomes-filles se régénère aux dépens de la substance des centrioles

qui augmenterait de volume après chaque mitose et différencierait à nouveau dans sa masse un granule central. Meves a retrouvé chez le *Lithobius f.* la structure centrosomienne décrite par Boveri, et il admet que seuls les centrioles représentent la partie constante du centrosome, comme l'indique leur permanence à l'exclusion du reste du centrosome au cours de l'histogenèse du zoosperme. Nous avons fait la même observation dans le même objet et en outre chez *Scolopendra cingulata.* D'autre part, en suivant l'évolution du centrosome chez *Crepidula*, Conklin retrouve une structure essentiellement analogue et admet qu'à chaque génération cellulaire le nouveau centrosome est réédifié aux dépens du granule central de la génération précédente. Pendant la prophase de la première division de segmentation, le centrosome est représenté par un simple granule ; pendant la métaphase, c'est une sphère creuse avec un centre faiblement coloré ; pendant l'anaphase, il constitue une sphère volumineuse remplie par un réticulum délicat ; enfin, pendant la phase de repos cellulaire, ce réticulum se condense, et il apparaît à son intérieur deux granules qui, vis-à-vis du reste du centrosome, représentent les centrioles et qui constituent les centrosomes de la génération suivante. Le réticulum centrosomien se développe en un fuseau central. Mais, d'après lui, le centrosome représente le corpuscule central de van Beneden, plus la zone médullaire de la sphère attractive, qui est limitée par une couche dense et épaisse (fig. 628).

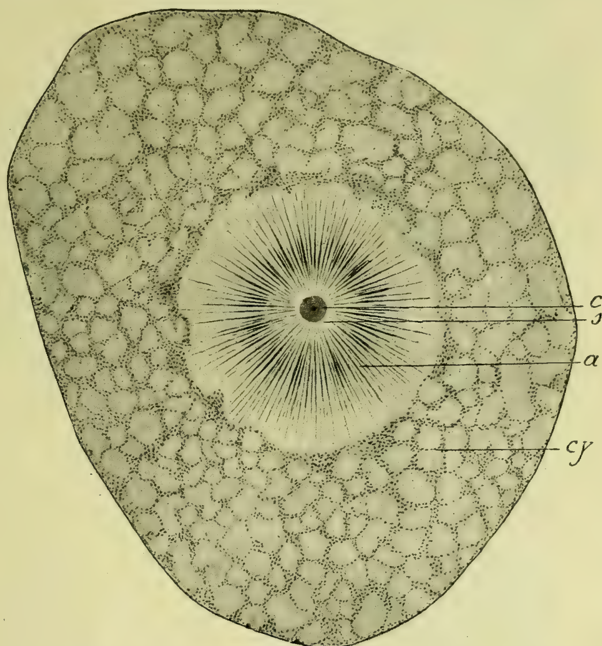


Fig. 627. — *Première division de segmentation chez l'*Helix pomatia Cuv. Vue polaire. Le centrosome renferme un grain central ou centriole. *c*, centrosome. — *s*, sphère. — *a*, aster. — *cy*, cytoplasme. D'après une préparation de P. Ancel. × 1.000.

Dans les cas les plus fréquents, le centrosome est unique. Il constitue alors une granulation qui occupe le centre géométrique des irradiations astériennes et qui se colore d'une manière spécifique par les matières tinctoriales de la chromatine. Il n'est pas rare cependant de constater l'existence de centrosomes multiples, et nombreux sont les auteurs qui ont fait une semblable observation. Dans les gros blastomères de la Truite, on observe aux sommets du fuseau de segmentation plusieurs corpuscules disposés sur

une ligne orientée perpendiculairement à l'axe du fuseau (HENNEGUY). De même, les corpuscules centraux, pendant la prophase des spermatocytes

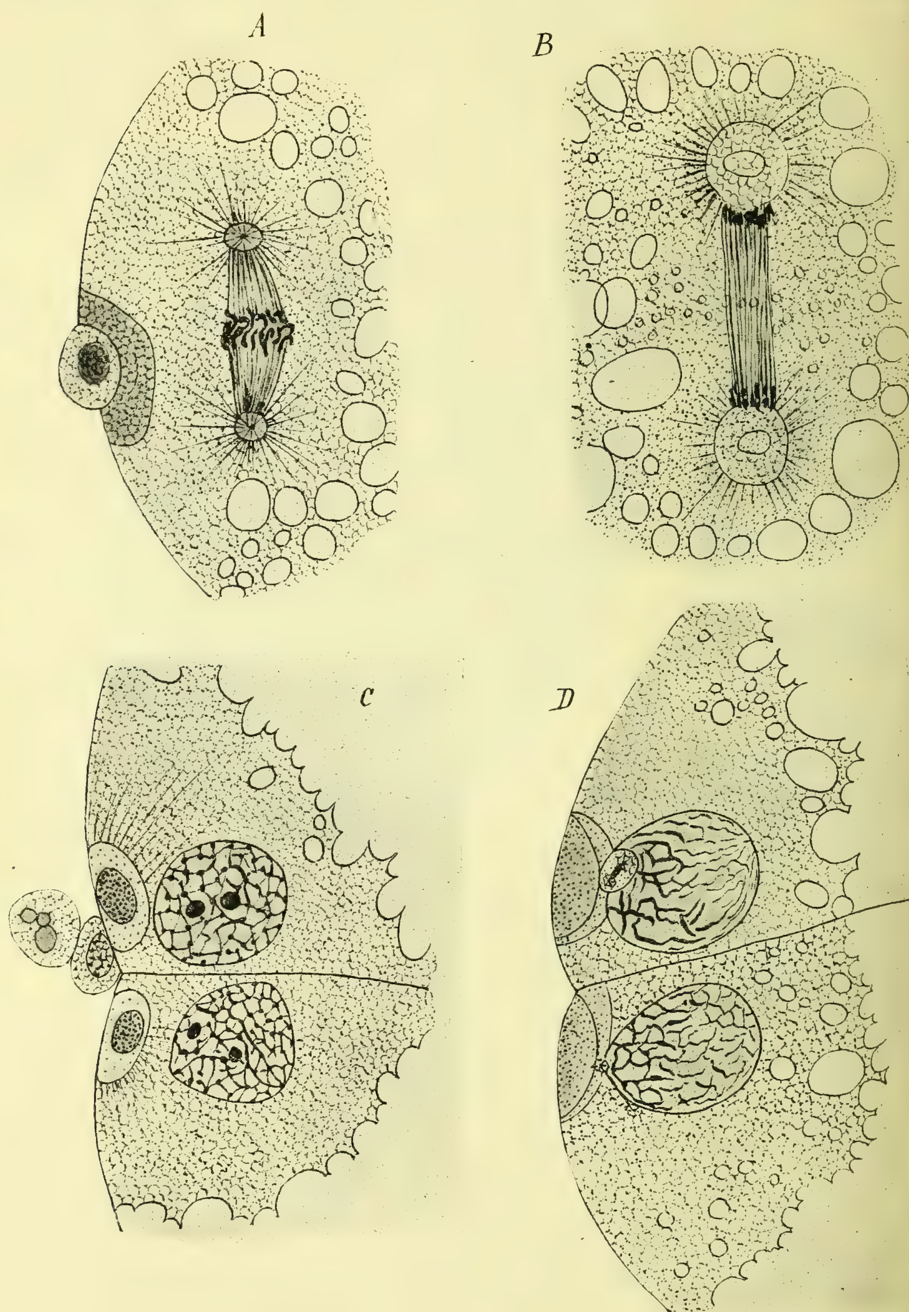


FIG 628. — *Mitoses de segmentation chez* Crepidula plana.

A, deuxième mitose de segmentation. Métaphase ; centrosome et granule central. — B. anaphase. Augmentation de volume et réticulation de la substance des centrosomes. Le granule central s'est développé en une vésicule. — C, fin de la deuxième mitose de segmentation. Les centrosomes deviennent plus denses et plus chromatiques. — D, début de la troisième mitose de segmentation. Sortie des amphiasters et des nouveaux centrosomes hors de la substance des sphères et des anciens centrosomes. D'après CONKLIN.

de Salamandre, sont décomposables en 3, 4 ou 5 grains, les « granulations centrosomateuses » ; celles-ci s'assemblent ensuite en un corpuscule unique (NIESSING).

D'une façon générale, les corpuscules centraux sont arrondis. Ils offrent surtout cette forme quand ils se trouvent aux sommets d'un fuseau terminé en pointe à ses extrémités. C'est d'ailleurs la forme du fuseau qui commande celle du corpuscule central. Quand le fuseau s'aplatit, les corpuscules s'aplatissent également. Par exemple les fuseaux de direction, chez l'*Ascaris megalocephala*, sont tronqués et ont la forme de tonnelets ; les centrosomes possèdent alors la forme de disques très aplatis (ERLANGER). Quand ces fuseaux

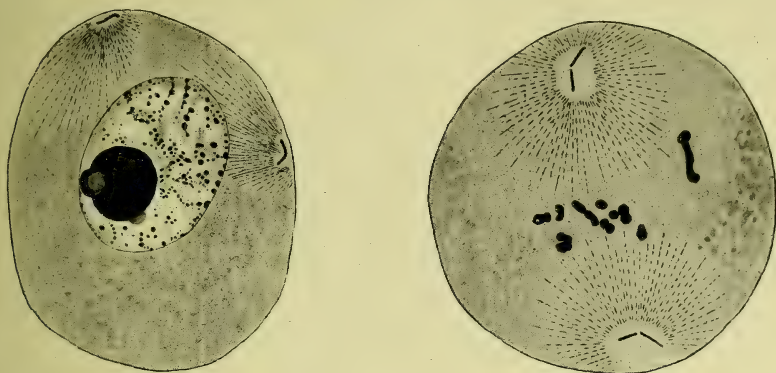


FIG. 629. — *Prophase et métaphase de la première division de maturation dans l'ovocyte du* Polystomum integerrimum.
Les corpuscules centraux possèdent la forme de bâtonnets allongés. D'après HALKINS. × 875.

de direction redeviennent pointus, les centrosomes reprennent la forme arrondie (SALA).

Dans certains cas, le centrosome peut devenir linéaire. Les centrosomes au cours de la prophase possèdent l'aspect de lentilles biconvexes dans les ovogonies d'*Ascaris* ; ils s'aplatissent peu à peu pendant la métaphase et offrent à la fin de la télophase la forme d'une ligne juxtanucléaire (FÜRST). Le centrosome peut aussi prendre une forme annulaire. Lors de la métaphase de la première segmentation chez *Sida crystallina*, le corpuscule central, primitivement homogène, augmente de volume, se creuse d'une vésicule et se trouve constitué par un anneau fortement coloré et une substance centrale incolore (HÆCKER). Dans beaucoup de divisions, on a constaté des centrosomes ayant la forme de bâtonnets très allongés; tels sont les corpuscules centraux observés par V. KORFF dans les spermatocytes du Canard et de certains Coléoptères, et par HALKINS dans les ovocytes en maturation du *Polystomum integerrimum* (fig. 629).

Dans toutes les divisions, les corpuscules centraux, avec leurs sphères attractives et leurs asters, sont situés aux sommets du fuseau et occupent les pôles de la figure cytodiérétique pendant la métaphase et l'anaphase ; on leur donne alors le nom de corpuscules polaires. Mais il est des cas, rarement observés jusqu'ici, dans lesquels ils n'offrent aucun rapport avec le fuseau. Un exemple frappant nous est fourni par les divisions spermatogé-

nétiques du *Lithobius forficatus.* Pendant l'anaphase des spermatocytes de premier ordre, chaque centrosome gagne le pôle opposé du noyau, puis s'écarte de ce dernier pour atteindre finalement la face interne de la membrane cellulaire. Le fuseau se forme pendant ce temps aux dépens du réticulum lininien du noyau ; il est de petite taille, terminé en pointe au niveau de ses extrémités, qui, tout en étant orientées vers les corpuscules polaires, demeurent situées à une grande distance de ce dernier, distance égale à peu près à la longueur du fuseau (P. Bouin) (fig. 630).

Meves et V. Korff ont constaté essentiellement le même fait dans le même objet. On peut faire une observation analogue chez un autre Myriapode, le *Geophilus linearis* (Bouin et Collin). Dans certaines cellules végétales, plusieurs auteurs (Weber, Hierase, Ikeno) ont constaté également la non-existence des centrosomes aux sommets du fuseau et l'émigration de ces derniers contre la face interne de la membrane cellulaire.

Fig. 630. — *Spermatocyte de premier ordre de* Lithobius forficatus. *Métaphase.*
Les corpuscules centraux sont situés contre la face interne de la membrane cellulaire à une grande distance des extrémités du fuseau. × 800.

B. Le centrosome est-il un organe spécifique et permanent? La question essentielle qui se pose au sujet du centrosome est celle de savoir s'il représente un organe transitoire et contingent ou un organe cellulaire spécifique et permanent dans la suite des générations cellulaires.

Après les observations de Van Beneden et de Vialleton, s'est affirmée la tendance des auteurs vers la seconde hypothèse. Dans les cellules dont les cytodiérèses se suivent rapidement les unes les autres, on assiste à la division du corpuscule central de la cellule-mère et à la genèse des corpuscules centraux des deux cellules-filles. D'autre part, les observations actuelles sur l'origine ontogénétique du corpuscule central, concordantes pour la plupart, paraissent corroborer d'une façon singulièrement lumineuse la théorie sus-indiquée. Les recherches modernes sur la fécondation et la segmentation ont donné à presque tous les biologistes ce résultat fondamental que le spermatozoïde, en pénétrant dans l'œuf, apporte avec lui un corpuscule central (spermocentre) qui, en se divisant, fournit les corpuscules centraux de toutes les segmentations ultérieures et vraisemblablement aussi de toutes les cellules de l'organisme. L'ovocentre,

quand il existe, dégénère et disparaît après la dernière division de maturation.

Ces résultats ne laisseraient dans l'esprit aucun doute si l'on rencontrait le centrosome dans toutes les cellules et dans toutes les phases de leur activité. Mais il n'en est pas ainsi ; dans la grande majorité des cellules somatiques on n'a pu distinguer, malgré les recherches les plus minutieuses, de centrosome pendant la période de repos cellulaire ; celui-ci ne fait son apparition qu'au moment de la cytodiérèse sans qu'il soit possible de déterminer son mode de genèse. Certains auteurs ont alors émis l'hypothèse que le corpuscule central se dissimule, pendant cette période, à l'intérieur du noyau ; le plus souvent on ne peut l'y discerner, ses réactions vis-à-vis les matières tinctoriales étant identiques à celles de la chromatine. Certains faits, particulièrement nets chez les Unicellulaires, avaient suggéré cette interprétation. Ainsi, dans le noyau au repos des Radiolaires, on voit un grain clair entouré d'une irradiation ; il émigre au moment de la cytodiérèse dans le cytoplasme ambiant, où il joue le rôle du corpuscule central des Métazoaires (Hertwig). On observe des faits analogues chez un Héliozoaire (Schaudinn). Dans le noyau de *Spirochona gemmipara*, il existe un corps qui a certaines affinités avec le nucléole, mais qui joue le rôle d'un centrosome (nucléolo-centrosome) pendant la division cytodiérétique (Balbiani). D'autre part, chez les Métazoaires, on a fait une observation intéressante dans les divisions spermatocytaires de l'*Ascaris megalocephala univalens* : au début de la division, on observe dans le noyau, à côté des chromosomes en tétrade et du nucléole, un centrosome qui se divise et préside à la cytodiérèse ; celle-ci peut se réaliser tout entière à l'intérieur du noyau ou bien en dehors des limites de celui-ci après la sortie des corpuscules centraux (Brauer). Un fait curieux, observé récemment par Schockaert et confirmé par Gérard, est venu s'ajouter à l'observation jusque-là isolée de Brauer. Dans les ovocytes du *Thysanozoon Brocchi*, on constate un ou deux filaments incurvés qui viennent s'appliquer contre les nucléoles avant la première mitose de maturation ; ils présentent bientôt en leur milieu un renflement arrondi. D'autre part, l'auteur a vu apparaître le centrosome contre la face externe de la membrane nucléaire sous la forme d'une mince bande munie d'un petit renflement médian et appliquée contre une ampoule claire tout à fait semblable au nucléole intranucléaire. De ce centrosome partent un certain nombre d'irradiations achromatiques. D'après l'auteur, le centrosome et l'ampoule représentent bien le croissant intranucléaire et le nucléole qui seraient sortis du noyau immédiatement avant la division mitotique (fig. 631).

Plus précis encore, certains biologistes font provenir le centrosome du nucléole ; par exemple, Carnoy et Lebrun dans les mitoses de segmentation de l'*Ascaris*, où les nucléoles dériveraient eux-mêmes des chromosomes (1). Poljakoff conclut lui aussi à la genèse des centrosomes aux dépens des nucléoles.

Toutes ces observations sont d'un haut intérêt. En montrant l'immigra-

(1) Cette affirmation a été contredite par Brauer, qui voit les nucléoles et le centrosome simultanément dans le noyau.

tion possible du centrosome dans l'intérieur du noyau, elles nous expliquent sa disparition dans beaucoup de cellules au repos et confirment l'hypothèse de sa spécificité et de sa permanence. Cependant, des faits contradictoires tendent à le faire considérer comme une formation développée aux dépens du cytoplasme pendant la mitose, ou comme une entité non indispensable au

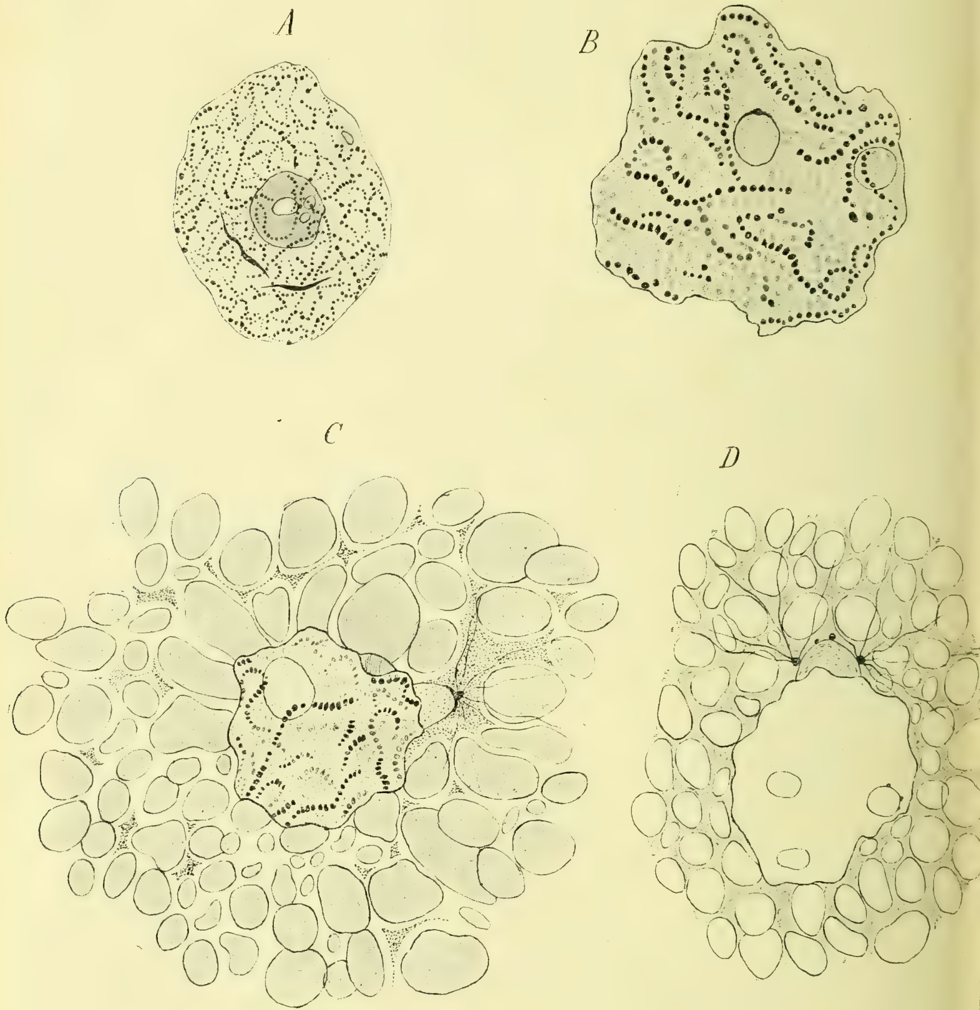


Fig. 631.

A, noyau d'un ovocyte de *Thysanozoon Brocchi* pendant la période d'accroissement. Le filament nucléinien occupe toute l'étendue du noyau. Deux filaments lisses arciformes. — B, noyau d'un ovocyte plus avancé dans son développement. Filament lisse appliqué contre le nucléole et présentant un renflement médian. — C, l'un des deux centrosomes vient d'apparaître à un pôle du noyau. — D, les deux centrosomes viennent d'apparaître sur une seule ampoule : division probable d'un centrosome primitivement unique. D'après Schockaert.

métabolisme cellulaire et en particulier au travail cytodiérétique. Pour certains biologistes, les centrosomes sont de simples granulations de la même nature morphologique que celles du réticulum cellulaire général (Watasè,

Reinke). Dans les divisions des blastomères du Triton (Eismond), les centrosomes sont des formations d'origine cytoplasmique, représentent des points particulièrement condensés de la sphère attractive et se constituent aux dépens de la sphère attractive comme celle-ci s'est constituée elle-même aux

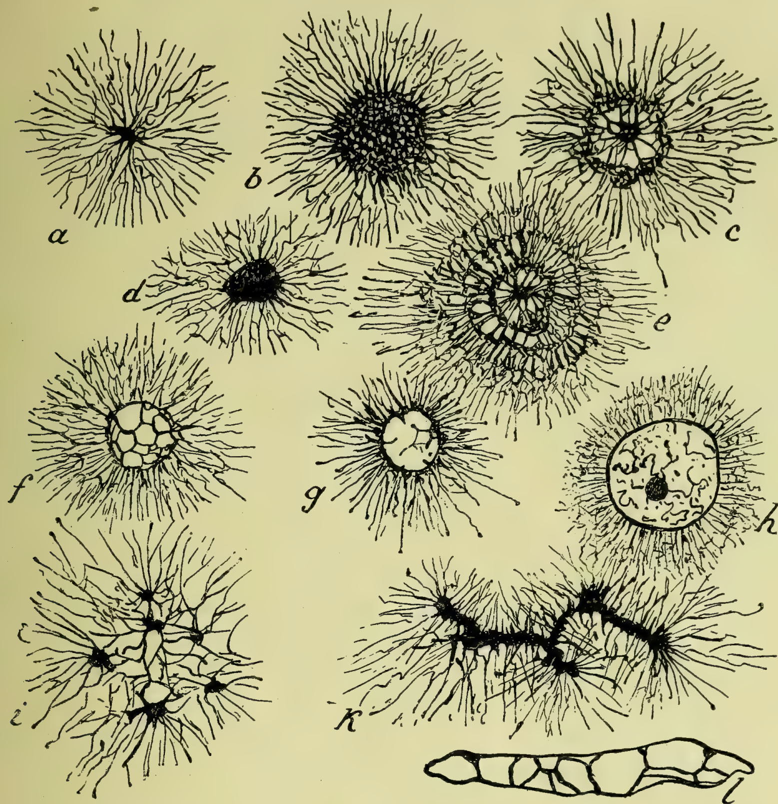


Fig. 632. — *Représentation de centrosomes diversement structurés.*

a, centrosome en forme d'un petit nodule. — *b*, centrosome ayant la forme d'une masse considérable à structure alvéolaire. — *c*, centrosome avec grain central. — *d*, centrosome sous forme d'un corps compact. — *e*, centrosome avec épaississements concentriques. — *f*, *g*, centrosomes vacuolisés. — *h*, vésicule germinative d'un œuf d'Echinoderme représentant l'équivalent mécanique du centrosome, avec la sphère irradiée tout autour. — *i*, système de nodules, centrosome compliqué. — *k*, centrosome contourné et ramifié. — *l*, centrosome, d'après Zimmermann, en forme de réseau. D'après Eismond.

dépens du réticulum cytoplasmique général (fig. 632). D'ailleurs, il existe des sphères attractives dans lesquelles on n'observe pas de centrosomes, tandis qu'il en est d'autres dans lesquelles on en observe plusieurs. Ce sont donc des formations qui n'apparaissent dans le territoire cellulaire qu'à l'occasion de la mitose et qui, comme les asters et les sphères, représentent des formations « endocinétiques ». Un certain nombre de biologistes partagent une opinion analogue (Burger, Bütschli, C. Schneider, Henking).

D'après Burger, le centrosome serait le résultat de la condensation en un point du territoire cellulaire d'une certaine quantité de protoplasme et de microsomes cytoplasmiques. C'est une sorte de « comprimé cellulaire », suivant l'expression de A. Prenant. Mais ce dernier auteur, tout en admet-

tant la nature contingente du corpuscule central, s'écarte passablement de ses devanciers ; il le considère comme une formation d'origine cytoplasmique, mais de nature nucléaire. Le centrosome se constitue de toutes pièces dans le cytoplasma quand la cellule est arrivée par voie nutritive à son maximum de développement et renferme dans son noyau le coefficient de la masse chromatique qui lui revient. La nutrition cellulaire continuant à se faire, l'excédent chromatique issu de cet intense métabolisme se dépose dans le cytoplasme sous la forme d'un grain figuré, le centrosome ; celui-ci possède les caractères histochimiques de la chromatine, parce qu'il est de même origine et de même nature : « Le corpuscule central serait ainsi un excédent chromatique, qui faute de trouver place dans le noyau, tabernacle de la matière idioplasmique, et ne pouvant se surajouter à cette matière qui est déjà au complet, demeurerait dans le protoplasma... » Une fois constitué, le corpuscule central se dédouble et détermine la division en agissant soit à la manière d'un corps étranger, soit comme excitant spécifique, et ce dédoublement est dû à l'influence de la nutrition, cause déterminante de toutes les multiplications cellulaires.

Dans cette question de la spécificité et de la permanence du corpuscule central, nous sommes donc en présence de deux séries d'opinions qui, au premier abord, paraissent les unes comme les autres réunir à leur avantage d'excellentes raisons et des faits indéniables. Il est bien certain qu'ici, comme partout dans le domaine biologique, les différents auteurs se sont laissé guider par les faits particuliers étudiés par eux et ont généralisé les résultats convaincants qu'ils ont obtenus. Les conclusions des recherches sur les processus morphologiques de la fécondation et de la segmentation ne laissent guère de doute sur la permanence du centrosome, et l'on conçoit facilement que l'adage *omne centrosoma a centrosomate* ait aux yeux de la plupart des biologistes qui se sont livrés à ces études une valeur absolue. Par contre, les observations réalisées sur les divisions indirectes séparées par de longs intervalles, sur la cytologie des éléments pendant le repos cytodiérétique, sur certaines mitoses sans corpuscules centraux, ont naturellement incité d'autres chercheurs à admettre la nature contingente et la non persistance de ces organes cellulaires. Quelle que soit la valeur intrinsèque des faits très rares qui ont permis de constater la disparition du centrosome dans le noyau et sa réapparition lors de la mitose, il n'en reste pas moins vrai que le corpuscule central doit être regardé comme une formation endocinétique; il peut apparaître lors de la mitose dans le but probable de la déterminer, sans être toutefois absolument nécessaire. Etant donnés les conditions actuelles de la technique et les résultats de l'enquête cytologique sur un grand nombre de cellules pendant toutes les manifestations de leur activité, il est indéniable que les centrosomes n'ont une existence ni constante, ni générale, et l'on ne voit nullement la nécessité de dépasser les faits d'observation et de leur décerner la dignité d'organes cellulaires. On peut être volontiers tenté d'admettre que le centrosome représente un organe de perfectionnement qui a été acquis au cours de la phylogenèse, se transmet de cellule à cellule dans les cas de mitose active, mais disparaît le plus souvent dans les cellules au repos pour se

reconstituer à nouveau dans certaines conditions et, en particulier, quand commence à se manifester le travail cytodiérétique.

Article 3. — LE FUSEAU, LE RÉSIDU FUSORIAL ET LE CORPUSCULE INTERMÉDIAIRE

Les exemples de cytodiérèse donnés au début de cette étude ont montré que le fuseau peut prendre naissance aux dépens de parties cellulaires différentes. Mais avant de rechercher la genèse de cet organe et les questions qui s'y rattachent, il est nécessaire de jeter un rapide coup d'œil sur la constitution du fuseau complètement édifié.

I. — Constitution du fuseau

Le fuseau atteint tout son développement au moment de la métaphase et peut présenter de grandes variations dans sa forme et sa structure suivant les espèces cellulaires. On peut distinguer avec Meves :

a) Des fuseaux à deux sortes de fibres ;

b) Des fuseaux à une seule sorte de fibres ;

c) Des fuseaux constitués par deux demi-fuseaux opposés par leur base.

a) Le type des fuseaux de la première catégorie a été décrit dans la cytodiérèse de *Salamandra maculosa*. Un tel fuseau renferme des *fibres fusoriales continues* ou *bipolaires* qui occupent la région axiale de la figure achromatique ; ce sont les *fibres du fuseau central* de Hermann. Il renferme aussi des fibres qui unissent les pôles avec les chromosomes ; ce sont les *fibres demi-fusoriales*, *fibres du manteau* (F. Hermann), *fibres palléales* ou *fibres de traction*. Ce dernier terme rappelle leur rôle possible pendant la cytodiérèse. Elles sont disposées à la périphérie des fibres du fuseau central et les entourent à la manière d'un manteau (fig. 633). De semblables fuseaux sont très fréquents et ont été étudiés par un grand nombre d'auteurs dans les objets les plus divers (Drüner, Hermann, Meves chez *Salamandra*, Kostanecki et ses élèves chez *Physa fontinalis*, Mac Farland dans l'œuf de *Diaulula*, Lenhossèk dans les spermatocytes du Rat, etc.).

Mais la disposition des fuseaux à deux sortes de fibres n'est pas toujours celle qui vient d'être décrite. Dans d'autres cas assez rares, la situation est inverse ; les fibres des demi-fuseaux et les chromosomes sur lesquels elles s'insèrent occupent une situation axiale et sont entourées par les fibres continues qui vont d'un pôle à l'autre. De semblables fuseaux ont été décrits par Braus dans les cellules de la blastula à une seule couche chez le Triton et de nouveau par Korschelt et Auerbach chez *Paludina*.

Dans les cas les plus fréquents peut-être, les fibres des demi-fuseaux et les fibres continues ne sont pas séparées, mais au contraire sont intimement mélangées les unes avec les autres. Dans ces conditions, les chromosomes sont distribués dans tout le plan équatorial (Braus, dans les cellules

de la blastula à plusieurs couches du Triton, Moore dans les spermatogonies d'Elasmobranches).

b) Il existe un grand nombre de fuseaux qui sont uniquement formés par des fibres continues sur lesquelles s'insèrent directement les chromosomes. D'ailleurs, l'existence des demi-fuseaux a été niée depuis longtemps par Henneguy dans les blastomères de la Truite, par Erlanger, Carnoy et Lebrun chez l'*Ascaris*. Les fuseaux des cellules séminales des Myriapodes que nous avons étudiées à ce point de vue sont constitués de cette manière.

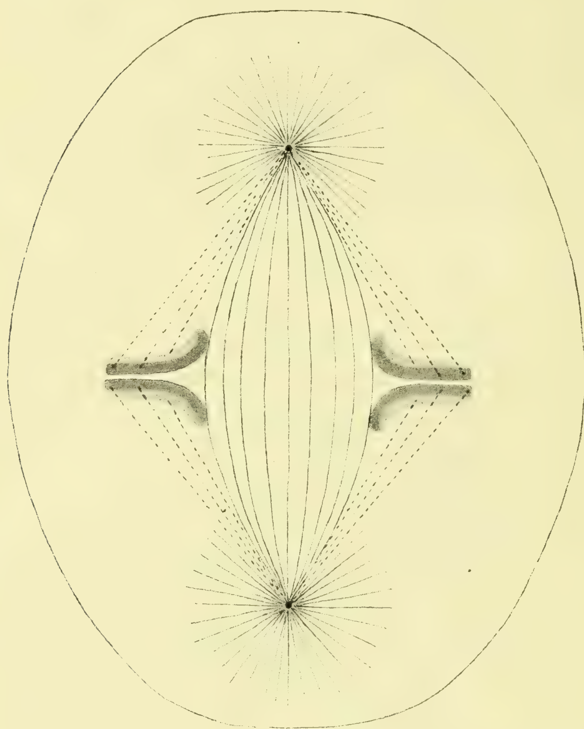


Fig. 633. — *Représentation schématique du fuseau à deux sortes de fibres chez la Salamandre.*

Le fuseau central occupe l'axe de la figure. Tout autour de lui, on distingue les fibres demi-fusoriales ou fibres de manteau (en pointillé) qui réunissent les corpuscules centraux avec les chromosomes. Le corpuscule polaire est entouré d'irradiations astériennes.

c) Enfin, il existe des fuseaux, d'après Boveri, qui seraient constitués par deux demi-fuseaux opposés par leurs bases. Pas une fibre ne va sans discontinuité d'un pôle à l'autre dans les cellules séminales d'*Astacus*, par exemple, mais chaque fibre fusoriale se termine au niveau d'un chromosome. Il faut ajouter que cette donnée de Boveri, corroborée cependant par l'observation de Ballowitz dans les cellules épithéliales des Salpes, demeure presque isolée dans le domaine des Métazoaires.

II. — Genèse du fuseau

A. Les fibres continues ou bipolaires peuvent, suivant les cas, provenir ou du cytoplasme, ou du noyau, ou offrir une origine mixte.

Nous avons vu, par l'étude de la cytodiérèse chez *Salamandra*, comment ces fibres prennent naissance aux dépens d'une ébauche très petite, appelée centrodesmose, étendue sous la forme d'un pont clair entre les corpuscules centraux dès le début de leur écartement (fig. 634). Ce mode de développement du fuseau a été retrouvé par beaucoup d'auteurs dans les

objets les plus différents et a été longtemps considéré comme un processus tout à fait général.

Après avoir atteint toute sa croissance, ce fuseau vient se placer au centre de l'aire nucléaire et les chromosomes s'ordonnent en couronne autour de son équateur ; c'est le fuseau central de Hermann. Cependant, dans certains cas, il peut se développer un fuseau protoplasmique primaire entre les corpuscules centraux en voie d'écartement et qui disparaîtra plus tard sans prendre aucune part à la mécanique de la cytodiérèse. C'est le *fuseau primaire* de Henneguy. Korschelt chez *Ophryotrocha*, Moore chez les Elasmobranches et P. Bouin chez *Lithobius forficatus* et *Geophilus linearis*, ont fait une observation semblable.

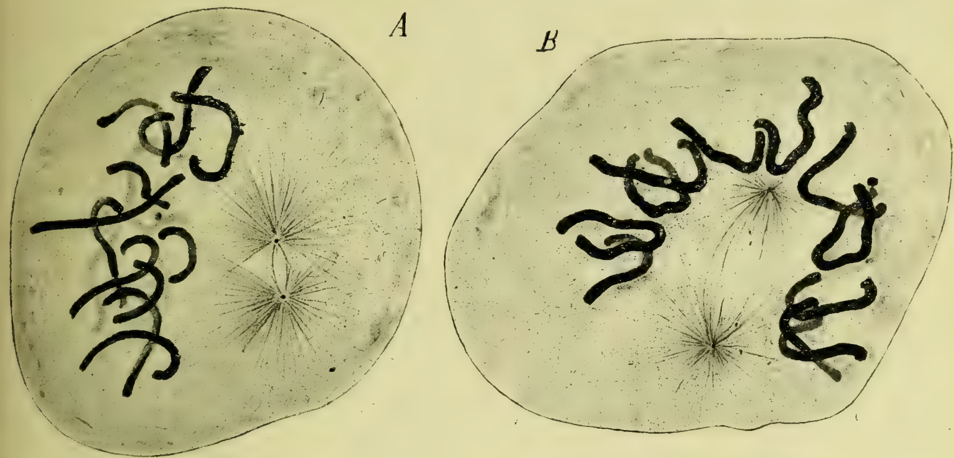


Fig. 634. — *Spermatogonies de* Salamandra maculosa L.
Prophase. L'ébauche du fuseau central se constitue sous la forme d'un pont clair fusiforme étendu entre les corpuscules centraux × 1.200.

Les fibres bipolaires peuvent également prendre naissance dans le cytoplasme aux dépens de deux régions spécialisées des asters, comme nous l'avons vu dans les mitoses des gros blastomères de la Truite. Quand les corpuscules centraux sont parvenus aux deux pôles du noyau, des irradiations astériennes de plus en plus puissantes se développent autour de lui ; les irradiations situées en regard des pôles opposés du noyau pénètrent dans ce dernier, s'anastomosent les unes avec les autres et constituent ainsi un faisceau de fibres unitives à la constitution desquelles le noyau ne prend aucune part. Van Beneden et Neyt admettent cette origine chez l'*Ascaris* ; de même Henneguy et His dans les blastomères de la Truite, Korschelt dans les fuseaux de direction chez *Ophryotrocha*, Auerbach chez la Paludine.

Les fibres continues, dans un grand nombre de cellules, proviennent de la charpente achromatique du noyau ; ses fibrilles constitutives perdent leur disposition réticulée, s'allongent dans le sens du grand axe cellulaire et se disposent finalement en un faisceau fusiforme dont les extrémités, en règle générale, s'appuient sur les corpuscules polaires. Nous avons suivi cette origine dans les cellules sexuelles des Myriapodes (fig. 635).

Un grand nombre d'auteurs ont fait une constatation identique chez les Unicellulaires, les Plantes et les Métazoaires. Parmi les observations les plus récentes, nous citerons celles de KORSCHELT, WILSON, H. RABL chez les Mammifères, de CARNOY et LEBRUN chez les Amphibiens (Triton), d'ERLANGER chez les Céphalopodes, de MONTGOMERY chez *Pentatoma*, etc.

Ces deux modes de genèse peuvent coexister dans beaucoup de cellules et le fuseau présente, dans ces conditions, une origine mixte, à la fois cytoplasmique et nucléaire. La partie équatoriale de ces fuseaux est constituée par les fibres lininiennes disposées parallèlement les unes aux autres; d'autre part, leurs parties terminales sont d'origine cytoplasmique et représentent deux régions des asters dont les irradiations se sont anastomosées, avec les extrémités des fibres lininiennes. Tels ont été les résultats des observations de VAN BENEDEN sur l'*Ascaris*, de BRAUS dans les cellules de la blastula à une seule couche du Triton, de MOORE dans les spermatogonies et les spermatocytes de la deuxième génération chez les Elasmobranches.



FIG. 635. — *Spermatocyte de premier ordre de* Lithobius forficatus L. Genèse des fibres du fuseau aux dépens de la charpente lininienne du noyau. × 800.

B. Les fibres demi-fusoriales, ou **fibres du manteau**, peuvent avoir, selon les auteurs, soit une origine mixte, à la fois cytoplasmique et nucléaire, soit une origine purement cytoplasmique.

D'après les recherches de FLEMMING dans les cellules de la larve de Salamandre, les fibres du manteau seraient d'origine cytoplasmique dans la partie qui se constitue en dehors du noyau et d'origine lininienne dans la partie qui se constitue dans l'aire nucléaire. VAN DER STRICHT chez *Thyzanozoon* distingue également dans les fibres du manteau deux parties : une partie proximale, voisine de la sphère attractive, présente la même origine que cette dernière; une partie distale, la plus éloignée du pôle, provient des fibres lininiennes du noyau. MEVES et NIESSING ont constaté le même fait dans les cellules sexuelles de la Salamandre.

Au contraire, pour Drüner et Mac Farland les fibres du manteau sont d'origine cytoplasmique ; elles se développent en dehors du noyau, puis pénètrent dans son intérieur et se mettent secondairement en rapport avec les chromosomes.

III. Nature de la substance fusoriale

D'après les observations précédentes, les fibres fusoriales proviennent soit du réticulum lininien du noyau, soit de la substance cytoplasmique, qu'il s'agisse du réticulum général de la cellule ou de deux régions différenciées

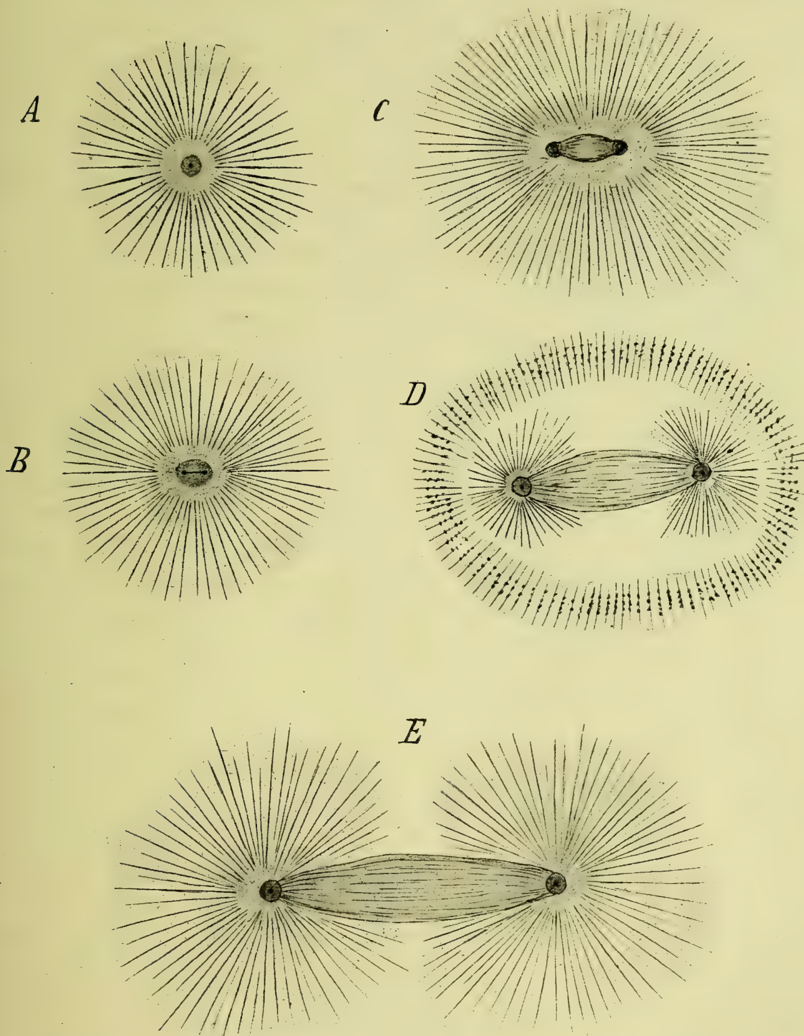


Fig. 636. — *Centrosomes de l'ovocyte de deuxième ordre chez* Diaulula sandigiensis.

Le centrosome interne du premier fuseau de maturation (A) se divise en les deux centrosomes du deuxième fuseau de maturation (B, C). Entre ces deux centrosomes et aux dépens d'une partie de la substance du centrosome-mère s'édifie l'ébauche fusoriale qui prend bientôt un développement considérable (D, E). D'après Mac Farland ; fig. empruntée à Boveri. × 1.000 env.

des asters. Dans ce dernier cas, si l'on admet avec Boveri l'origine archoplasmique des asters, on doit admettre également la nature archoplasmique et par conséquent spécifique de la substance fusoriale. Cette opinion sur la nature de la figure achromatique tout entière a été partagée dans ses grandes lignes par Strasburger, qui donne à sa substance constitutive le nom de *kinoplasma* ; elle a paru, pendant ces derniers temps, recevoir la confirmation de certains auteurs qui ont rattaché la question de la genèse du fuseau à celle de la genèse des centrosomes ou de la sphère attractive. M. Heidenhain, dès 1894, a observé que les deux corpuscules centraux-filles, au début de leur écartement, sont reliés l'un à l'autre par un pont substantiel ; c'est la *centrodesmose* qui provient des centrosomes et qui, en augmentant de volume et en se fibrillisant, donne naissance aux fibres bipolaires. Le fuseau central et les corpuscules centraux forment donc un tout au point de vue de leur origine. Van der Stricht confirme la manière de voir de Heidenhain d'après ses études sur le premier fuseau de direction chez le *Thyzanozoon Brocchi* : c'est précisément parce que les centrosomes tiennent sous leur dépendance la genèse des fibres fusoriales que celles-ci peuvent naître, soit à l'intérieur du noyau, soit au sein du cytoplasme. Mac Farland et Boveri ont aussi démontré, dans l'œuf de *Diaulula*, que le deuxième fuseau de direction provient de la transformation du centrosome interne du premier fuseau de direction (fig. 636).

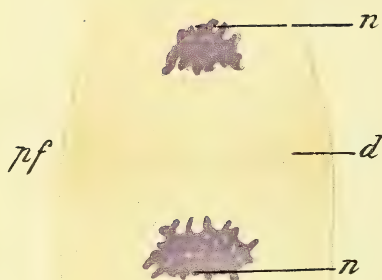


Fig. 637. — *Cellule-mère du sac embryonnaire d'Aucuba.*

Anaphase de la première division. Au niveau de l'équateur du fuseau et sur ses fibres constitutives se différencient des granulations (dermatosomes) dont l'ensemble forme la plaque cellulaire. D'après une préparation de M. Le Monnier. × 1.000.

Cette manière d'envisager la nature de la substance fusoriale a été vivement combattue, et d'ailleurs les observations sur lesquelles elle s'appuie n'ont pas une valeur générale. Meves fait remarquer en effet que dans beaucoup de cellules on ne peut observer la centrodesmose de Heidenhain, et Niessing, dans les spermatocytes de la Salamandre, a constaté l'ébauche fusoriale à côté des centrodesmoses réunissant les uns aux autres les « groupes centrosomiens ». D'autre part, Schockaert, dans l'ovocyte du *Thyzanozoon*, infirme l'opinion de Stricht et admet que le fuseau, comme l'aster d'ail-

leurs, se différencie aux dépens du réticulum cellulaire général. De plus, la différenciation possible du fuseau aux dépens du réticulum lininien ne paraît pas conciliable avec la notion de sa spécificité substantielle. Il paraît plus conforme à l'ensemble des faits observés d'admettre l'opinion que les fibres fusoriales représentent une différenciation momentanée du mitome cellulaire; les fibrilles constitutives de celui-ci s'épaississent et prennent leur disposition caractéristique sous l'influence des centres cinétiques dont l'action peut s'exercer, soit sur le mitome cytoplasmique, soit sur le mitome nucléaire.

IV. — Régression du fuseau et corpuscule intermédiaire

A la fin de la cytodiérèse, il se différencie des épaississements allongés au niveau de la région équatoriale des filaments fusoriaux; ces épaississements se fusionnent les uns avec les autres à la suite de l'étranglement cellulaire et donnent ainsi naissance à un corps chromatique généralement unique, désigné sous le nom de *corps ou corpuscule intermédiaire* de Flemming. Les processus que nous avons ainsi résumés et qui accompagnent toujours la plasmodiérèse sont assez variables suivant les espèces cellulaires et ont donné lieu à de nombreuses interprétations.

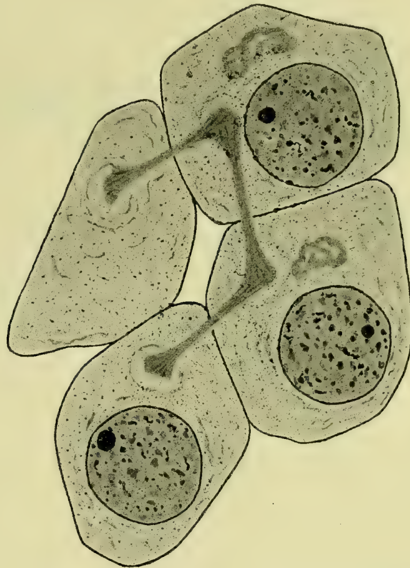


Fig. 638. — *Spermatocytes de second ordre d'*Helix pomatia Cuv.
Ligament intercellulaire. D'après une préparation de P. Ancel. × 1.600.

Il est facile de saisir la manière d'être et le déterminisme des phénomènes qui accompagnent la plasmodiérèse chez les Métaphytes. Lors de l'anaphase chez les cellules végétales et après l'écartement des figures chromatiques-filles, on constate l'apparition, sur les fibrilles fusoriales, de petits épaississements en forme de grains ; ce sont les *dermatosomes* de Strasburger ; ils se différencient sur le plan équatorial cellulaire (fig. 637). De nouvelles fibres cytoplasmiques s'édifient ensuite parmi les premières et à leur périphérie ; elles présentent également des dermatosomes au niveau de leur région équatoriale. Ceux-ci augmentent de volume, se fusionnent les uns avec les autres et figurent ainsi une *plaque cellulaire* qui cloisonne bientôt la cellule-mère en deux cellules-filles ; les filaments achromatiques dégénèrent, puis disparaissent. Les dermatosomes et la plaque cellulaire qu'ils constituent ont ici une signification facile à établir ; aussi est-ce en prenant

pour base les observations faites chez les végétaux que les auteurs ont recherché la signification des phénomènes complexes qui se réalisent pendant la télophase et la plasmodiérèse chez les cellules animales, c'est-à-dire la régression du fuseau, la genèse, la disparition et le rôle probable de la plaque fusoriale, de la plaque cellulaire et du corpuscule intermédiaire de Flemming.

Dans la plupart des cellules des Métazoaires, à la fin de l'anaphase, les fibrilles fusoriales se désinsèrent au niveau de leurs régions polaires et présentent pendant un certain temps un trajet parallèle ; puis elles sont étranglées par le sillon équatorial qui doit séparer les deux cellules-filles et offrent l'aspect d'une gerbe nouée en son milieu. Dès ce moment la figure en question porte le nom de *résidu fusorial* ; celui-ci disparaît peu à peu dans le cytoplasme des deux cellules-filles (fig. 639).

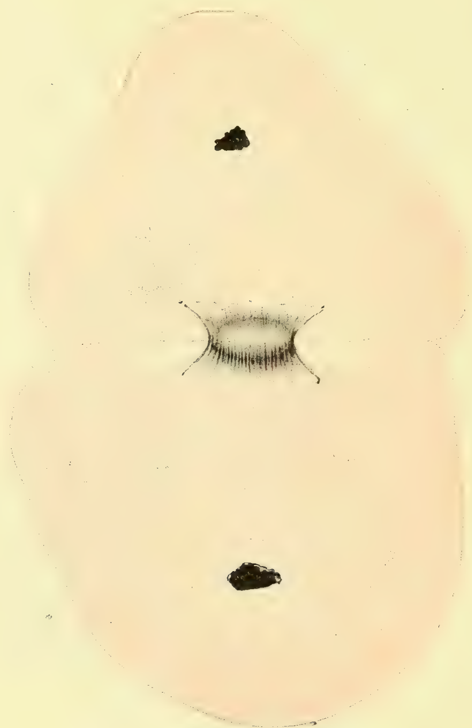


Fig. 639. — *Spermatocyte de premier ordre de* Lithobius forficatus L.
Etranglement du fuseau de séparation et plaque fusoriale. × 800.

Le résidu fusorial est constitué par les fibres du fuseau dans la grande majorité des cytodiérèses connues. Néanmoins, dans certaines mitoses, les fibres fusoriales disparaissent totalement à la fin de l'anaphase ; de nouvelles fibres se reconstituent entre les deux noyaux-filles et forment ainsi un « *fuseau secondaire de séparation* », suivant l'expression de Carnoy ; cet auteur a fait cette constatation chez l'*Ascaris* et l'a vérifiée à nouveau, en collaboration avec Lebrun, dans les mitoses de maturation des Urodèles. On peut faire la même observation chez *Lithobius forficatus* et *Geophilus linearis* ; le fuseau caryodiérétique disparaît et se trouve remplacé pendant la télophase par un « fuseau de séparation » qui s'édifie dans le cytoplasma après la reconstitution des noyaux-filles. (Voir page 697.)

Quoi qu'il en soit, résidus fusoriaux ou fuseaux de séparation s'effacent en général assez rapidement dans le cytoplasma sans laisser de traces. Cependant, pour certains auteurs (Platner, Prenant, Zimmermann, Bolles Lee, etc.), une partie de sa substance servirait à l'édification du Nebenkern. Mais il est des cas où le résidu fusorial persiste longtemps entre les cellules-

filles; il s'ensuit que plusieurs cellules issues d'un même élément-mère peuvent se trouver réunies les unes avec les autres par des sortes de ligaments protoplasmatiques formés par la condensation des fibrilles constitutives des résidus fusoriaux; on leur a donné le nom de *ligaments intercellulaires* [Platner, Prenant, Zimmermann, Bolles Lee chez les Gastéropodes pulmonés (fig. 638); Meves chez la Salamandre, etc.]. On peut faire nettement une semblable observation sur les mitoses des spermatogonies chez la Scolopendre.

Les fibres du fuseau présentent une formation spéciale, qui se différencie dès le stade dyaster et que l'on désigne sous le nom de *plaque fusoriale.* Elles offrent alors au niveau de leur équateur des épaississements réguliers, fusiformes, en nombre plus ou moins considérable; ceux-ci constituent une plaque qui sépare le fuseau en deux moitiés égales; ils sont souvent le plus marqués sur les fibres périphériques du fuseau (Mollusques, Kostanecki; Truite, Henneguy); ce phénomène est très net chez les Myriapodes, comme l'indique la figure ci-contre (fig. 639). Dans d'autres cas, ce sont les fibres centrales qui offrent ces épaississements avec le plus de netteté : tel est le cas chez les Salpes, d'après l'observation de Ballowitz. D'ailleurs, il existe tous les intermédiaires entre la plaque fusoriale complète, qui s'étend sur tout le complexus des fibres du fuseau, et la plaque fusoriale rudimentaire, constituée seulement par une ou deux granulations.

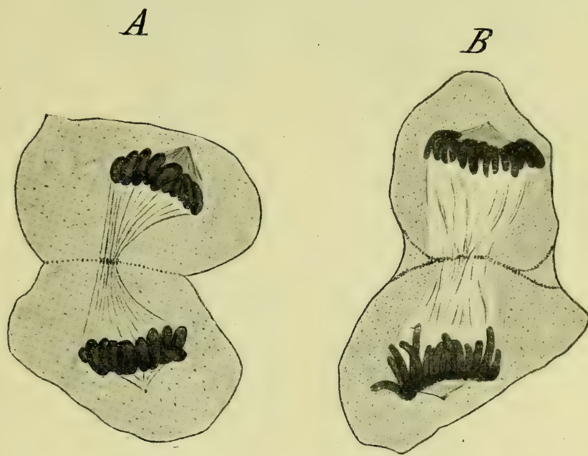


Fig. 640.

A, *Trutta fario.* Division cellulaire avec une plaque cytoplasmique et une plaque fusoriale. — B, *Trutta salar.* Dédoublement de la plaque cellulaire et préparation à la plasmodiérèse. D'après Hoffmann. × 2.000 environ.

Dans certaines cellules, par exemple dans les cellules des tentacules d'Hydroïdes, chez les embryons de Limax et des Salmonides (W. Hoffmann), dans les cellules testiculaires de certains Arthropodes (Carnoy), la plaque fusoriale se complète d'une *plaque cytoplasmique* dont le développement varie suivant les objets. Celle-ci est constituée par des granulations qui se forment dans le cytoplasma au niveau de l'équateur de la cellule-mère et à partir de la plaque fusoriale, qui se juxtaposent les unes à côté des autres et s'étendent soit jusqu'à la membrane cellulaire (fig. 640, A), soit jusqu'à un point situé à une distance quelconque entre le fuseau et la face interne de cette membrane.

Comment se réalise la plasmodiérèse dans les éléments où se sont constituées ces formations? Quand les plaques fusoriale et cytoplasmique

sont complètement développées, elles servent directement à la plasmodiérèse par le fait d'un processus analogue à celui qui se réalise dans les cellules végétales : elles finissent, en effet, à la suite de la coalescence de leurs granulations constitutives, par former des membranes qui se clivent suivant

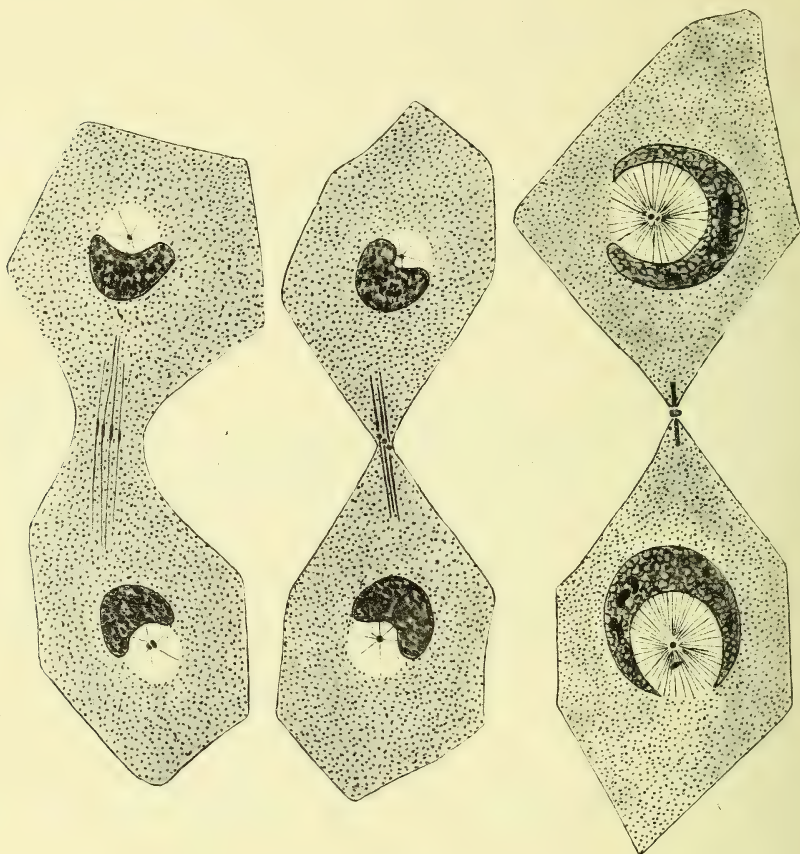


Fig. 641. — *Trois stades successifs de la régression du fuseau et de la formation du corpuscule intermédiaire dans les mitoses de l'épithélium superficiel des Salpes.* D'après Ballowitz.

leur longueur et déterminent la séparation des deux cellules-filles (Carnoy, Hoffmann) (fig. 640, B). Mais dans les cas, de beaucoup les plus fréquents, où les plaques fusoriales seules sont constituées, la plasmodiérèse est réalisée par l'invagination active de la membrane cellulaire. Cette invagination a pour résultat de comprimer les unes contre les autres les fibrilles fusoriales et leurs épaississements équatoriaux. Quand ces épaississements sont nombreux et disposés à la périphérie des fibrilles fusoriales, ils peuvent donner naissance, par leur coalescence, à un anneau chromatophile. Quand, au contraire, ils sont peu nombreux, ils se condensent en un grain assez volumineux, désigné sous le nom de *corps intermédiaire* (Prenant, Flemming) (fig. 641). Ce corps intermédiaire, à la fin de la mitose, demeure généralement entre les deux cellules-filles sous la forme d'un granule chromatique isolé qui dégénère peu à peu.

Les opinions les plus variables ont été émises sur la signification et le

rôle du corps intermédiaire. On l'a comparé à un rudiment de plaque cellulaire (Flemming, Prenant), dont il représenterait une sorte de vestige ; d'autres l'ont considéré comme un corpuscule central ; d'autres, enfin, admettent qu'il joue un rôle important à la fin de la division et prépare la séparation des fibrilles fusoriales en deux parties égales (Kostanecki, Ballowitz). Quelle que soit la raison d'être qui détermine l'édification de la plaque fusoriale et du corps intermédiaire, il nous semble, avec Hoffmann, que ces formations s'opposent à l'achèvement de la mitose et représentent un épiphénomène inutile à la cytodiérèse. C'est du moins ce qui paraît résulter de la majorité des observations et en particulier de celles que l'on peut faire chez les Myriapodes : le résidu fusorial, particulièrement bien développé dans cet objet, arrête pendant longtemps la séparation des deux cellules-filles, séparation qui, dès le début, s'était effectuée assez rapidement.

CHAPITRE IV

Théories sur le mécanisme de la division cytodiérétique.

Peu de questions en cytologie se présentent à la curiosité du biologiste avec un caractère aussi mystérieux que le problème de la cytodiérèse, dont les mouvements à la fois compliqués et précis, si variables dans leur manière d'être et dans les différentes cellules, si semblables dans leurs résultats, ont suscité depuis longtemps les interprétations et les explications de nombreux chercheurs; cependant, malgré toutes ces recherches, aucune solution vraisemblable et susceptible d'expliquer tous les cas ne paraît se dégager parmi toutes celles qui ont été proposées sur la mécanique cytodiérétique. D'ailleurs, pour ingénieuses et même vraisemblables que soient la plupart de ces théories, elles présentent en général ce défaut commun d'être adaptées à certains cas particuliers; si elles paraissent séduisantes à première vue, un examen rapide des faits acquis en signale un grand nombre qu'elles ne peuvent expliquer ou qui leur sont contradictoires.

On peut distinguer, avec Ziegler et Meves, deux groupes principaux parmi les solutions proposées pour l'explication de la mécanique cytodiérétique. Dans un premier groupe, on peut ranger les théories qui placent les forces agissant pendant la mitose dans les irradiations issues des corpuscules centraux ; ceux-ci sont considérés comme des points moyens d'insertion, et les rayons comme des filaments contractiles et élastiques, analogues à des fibres musculaires; ce sont les *théories des filaments contractiles.* Dans un deuxième groupe, les corpuscules centraux représentent des centres dynamiques ou chimiques, susceptibles d'exercer leur action sur le noyau et le cytoplasme ; les irradiations doivent être considérées comme la manifestation des forces qui agissent depuis ces mêmes centres. Ce sont les *théories dynamiques* ou *théories du corpuscule central.*

Article premier. — THÉORIES DES FILAMENTS CONTRACTILES

Van Beneden le premier a placé le substratum des forces qui agissent pendant la mitose dans les filaments du fuseau et dans les irradiations polaires ; ces filaments sont susceptibles de contraction, et c'est grâce à leur

contraction que se produisent les mouvements mitotiques et en particulier l'ascension des chromosomes pendant l'anaphase. Van Beneden est arrivé à cette conception à la suite de ses recherches sur les divisions de segmentation chez l'*Ascaris megalocephala*, dont la figure astérienne présente une disposition complexe (fig. 642). L'auteur distingue dans cette figure un premier groupe de fibres, qui partent du centrosome et se fixent sur les chromosomes; c'est le *cône principal*. Un deuxième groupe s'étend du centrosome vers la périphérie cellulaire; c'est le *cône antipode*, dont la base dessine à la surface de la cellule un cercle appelé *cercle polaire*. Enfin, les autres rayons astraux s'insèrent sur la périphérie cellulaire et se trouvent limités par une ligne circulaire désignée par l'auteur sous le nom de *cercle subéquatorial*. Suivant cette hypothèse, tous les mouvements cytodiérétiques sont dus à la contractilité des fibrilles cytoplasmiques et à leur disposition en groupes antagonistes dont le corpuscule central représente le point moyen d'insertion. C'est la rétraction en sens opposé des deux cônes principaux qui entraîne les chromosomes vers les pôles; de plus, pendant que s'exerce cette action, les centrosomes sur lesquels s'insèrent les cônes principaux sont maintenus en place par les rayons des cônes antipodes qui s'attachent sur la périphérie cellulaire (fig. 643).

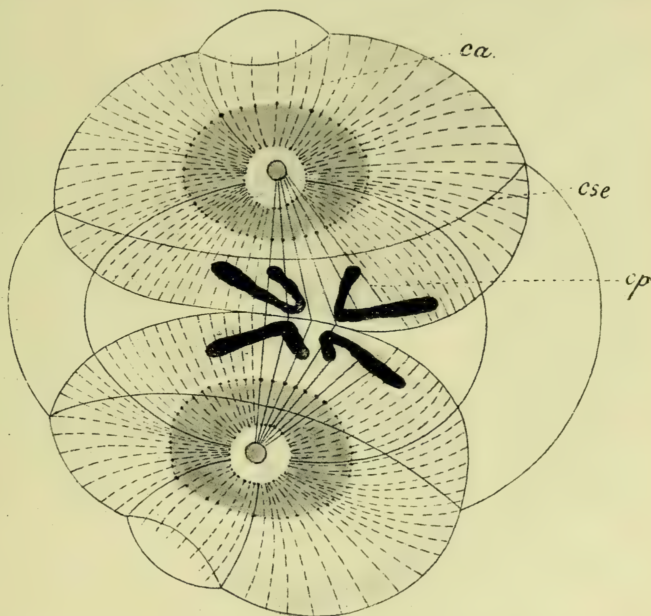


Fig. 642. — *Constitution schématique de la figure cytodiérétique dans l'œuf de l'*Ascaris megalocephala.

cp, cône principal. — *ca*, cône antipode. — *cse*, cercle subéquatorial. Métaphase. D'après van Beneden.

Cette ingénieuse théorie fut acceptée par un certain nombre d'auteurs, du moins dans ce qu'elle a d'essentiel. Boveri a constaté que certaines fibrilles astériennes s'insèrent sur les chromosomes, que la contraction de ces fibrilles a pour résultat leur épaississement et la disposition des chromosomes au niveau de l'équateur du fuseau, que l'ascension polaire est produite par le raccourcissement des rayons astériens dont la contractilité ne peut être mise en doute. Rabl et Flemming ont partagé cette manière de voir, du moins pour ce qui concerne la contractilité des filaments achromatiques. Drüner et Meves localisent plus spécialement dans les fibres du fuseau, chez *Salamandra*, la force qui détermine la divergence des corpuscules

polaires ; celle-ci ne serait donc pas causée par la traction des fibres antipodes, mais par la pression des fibres du fuseau central qui, à la fin de la mitose, présentent une disposition ondulée comme si elles avaient à faire effort contre une résistance quelconque. Quant à l'ascension des chromosomes, elle est déterminée par la contraction des fibres du manteau. Enfin, HEIDENHAIN n'attribue qu'un rôle subordonné à la contractilité des fibres. Le rôle principal doit être réservé à la tension élastique des irradiations astériennes qui s'insèrent, d'une part, sur les centrosomes et, d'autre part, sur la limitante cellulaire. Lors de la turgescence de la cellule, ces fibres s'étendent d'une manière passive et occasionnent ainsi la divergence des corpuscules polaires et l'ascension des chromosomes auxquels sont attachées les fibres du manteau. La contraction active des filaments astériens n'entre en jeu qu'à la fin de la mitose.

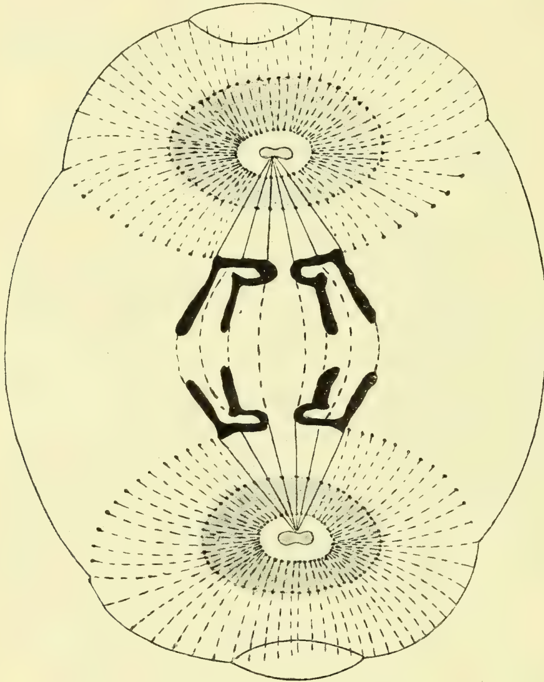


FIG. 643. — Même figure. Anaphase.

Malheureusement, ces théories ne sont pas susceptibles d'être généralisées, et seule une théorie capable d'expliquer tous les cas connus de cytodiérèse peut avoir la valeur d'une approximation scientifique. Presque tous les auteurs sus-mentionnés placent dans la contractilité des irradiatious astériennes ou des fibres palléales la cause de l'ascension polaire des chromosomes. Or, nous savons qu'il existe un grand nombre de mitoses dans lesquelles l'analyse cytologique la plus minutieuse n'a pas réussi à déceler l'existence des fibres astériennes. De plus, il est des cas où celles ci existent mais ne s'insèrent pas sur les chromosomes (CARNOY) et ne peuvent agir sur eux, pas plus qu'elles ne s'attachent sur la membrane cellulaire. Le cas du *Lithobius forficatus* est très net à cet égard : les irradiations astériennes, très développées pendant la prophase, disparaissent le plus souvent pendant la métaphase, et leur contraction ne peut expliquer le phénomène de l'ascension des chromosomes ; de plus, le fuseau ne peut jouer aucun rôle dans l'écartement des centrosomes, puisqu'il n'entre jamais en rapport avec eux. Aucune des théories précédentes ne peut donc s'appliquer à ce cas particulier, ni à beaucoup d'autres d'ailleurs, et cette constatation nous autorise à ne leur accorder qu'une valeur relative.

Article 2. — THÉORIES DYNAMIQUES OU THÉORIES DU CORPUSCULE CENTRAL.

D'après ces théories, il existe entre le corpuscule central et le cytoplasme des relations de nature physico-chimique analogues à celles qui existent entre le cytoplasme et le noyau; les irradiations astériennes et fusoriales représentent le résultat de ces actions. Bütschli, Carnoy, O. Hertwig ont les premiers recherché dans ce sens l'explication de la mitose ; O. Hertwig, en particulier, considère la figure mitotique comme due à une influence réciproque du noyau sur le cytoplasme et la compare à celle que l'on obtient en faisant agir un aimant sur de la limaille de fer. Beaucoup d'auteurs ont partagé cette manière de voir (Strasburger, Fol, Van Beneden, Henneguy, Errera), ils considèrent les filaments achromatiques de la mitose comme des lignes de forces produites sous l'influence des centres cinétiques. En répandant de la limaille de fer sur une feuille et en faisant agir les deux pôles d'un électroaimant, Ziegler a obtenu des figures tout à fait semblables à celle de la mitose (fig. 644) ; de plus, si on représente les chromosomes par des fragments de fils métalliques, il se constitue entre ces fils métalliques et les pôles des traînées de limaille analogues aux filaments fusoriaux. D'autre part, Gallardo constate une ressemblance frappante entre la figure achromatique de la mitose et les lignes de forces d'un champ magnétique dans lequel agissent deux centres de même potentiel et de signe contraire. Reprenant l'expérience de Faraday, il amène dans un vase en verre rempli d'essence de térébenthine deux fils conducteurs terminés chacun par une petite sphère, et maintient en suspension dans cette essence de fins cristaux de sulfate de quinine. Quand on met les fils conducteurs en rapport avec les pôles du condensateur d'une machine

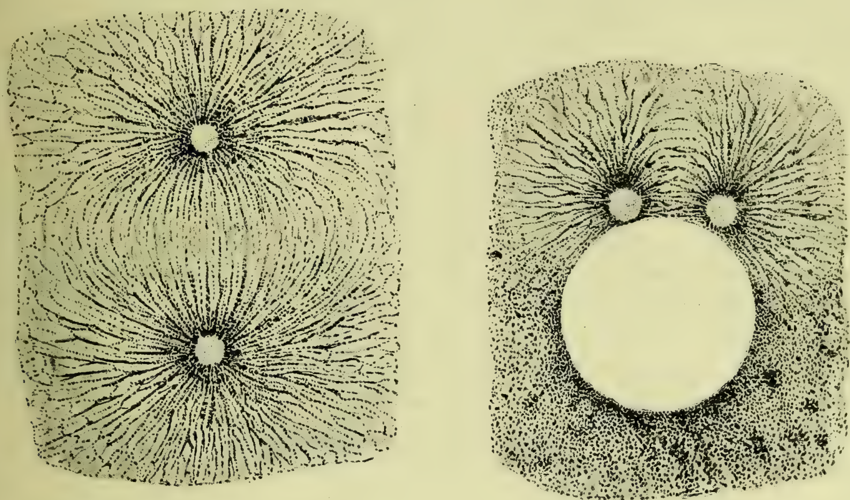


Fig. 644. — *Champs magnétiques obtenus en faisant agir les pôles d'un aimant par la face postérieure d'une feuille de papier recouverte de limaille de fer.*

électrique, les cristaux de sulfate de quinine s'orientent suivant les lignes de forces du champ électrique ; les deux boutons métalliques sont réunis par un fuseau et sont entourés chacun d'une irradiation astéroïde.

Les figures achromatiques de la cytodiérèse seraient donc déterminées par des forces analogues aux forces électriques et magnétiques, et le mouvement des chromosomes aurait pour cause des forces ayant leur point d'action dans les corpuscules centraux et non dans les fibres du fuseau, qui représentent seulement des fils conducteurs pour le trajet des chromosomes vers les pôles. Mais la nature même de ces forces ne peut être déterminée actuellement.

D'autres auteurs (Bütschli, Rhumbler) s'appuient sur la théorie alvéolaire du cytoplasma et expliquent l'apparition et les mouvements de la figure cytodiérétique d'après la force de traction des alvéoles ordonnées radiairement autour du centrosome. Dans le premier stade de la mitose, le centrosome absorberait du liquide aux dépens du plasma ambiant; il déterminerait ensuite par rétraction la disposition radiée des alvéoles cytoplasmiques.

A côté de ces explications, on en trouve un certain nombre d'autres et en particulier celles qui invoquent comme facteur essentiel la pression osmotique. Nous ne pouvons suivre Houssay dans les détails de son ingénieuse théorie; nous signalerons seulement que d'après lui, la sphère attractive est le centre d'osmose des cellules, que son état de repos est dû à l'équilibre entre les forces d'endosmose et d'exosmose et que son état de mouvement est déterminé par la rupture de l'équilibre entre ces deux forces ; cette rupture d'équilibre constitue le point de départ du travail mitotique.

Il est indéniable qu'aucune de ces hypothèses ne paraît cadrer avec tous les cas connus de cytodiérèse ; si l'on est parvenu à construire des schémas explicatifs de la figure mitotique, aucun ne peut nous donner la raison d'être des mouvements cytodiérétiques et en particulier de l'ascension des chromosomes. Il semble légitime de conclure que le mécanisme de la mitose attend encore son interprétation scientifique.

CHAPITRE V

Division directe ou amitose.

La division directe, désignée encore sous le nom d'*amitose* (Flemming), d'*acinèse* ou *division acinétique* (Carnoy), de *segmentation directe* (Arnold), représente, comme nous l'avons vu, le mode de division cellulaire le plus anciennement connu. Remak l'a signalé dès 1841 et étudié dans le sang de l'embryon, où la division consiste dans la segmentation du noyau tout d'abord et du corps cellulaire ensuite. Malgré l'ancienneté de cette découverte et les nombreuses recherches des biologistes, peu de questions demeurent aussi controversées que celle de la division directe, dont la signification physiologique surtout soulève toujours les discussions les plus contradictoires. La question fondamentale qui se pose en effet à son endroit est celle de savoir s'il faut lui attribuer un rôle dans le processus édificateur des tissus et si, au même titre que la mitose, elle doit être placée à la base de l'ontogenèse et de la régénération.

A. **Phénomènes morphologiques de l'amitose.** — Ranvier a pu suivre avec précision les phénomènes de la division directe sur les leucocytes vivants de la Grenouille ou de l'Axolotl. Le processus met environ trois heures à se réaliser chez ce dernier animal ; il se passe d'une façon essentiellement analogue à celle que Remak avait décrite longtemps auparavant. Après avoir poussé une série de bourgeons pseudopodiques qui s'étirent et se rétractent alternativement, le noyau tout d'abord et le cytoplasme ensuite se scindent en deux fragments dont chacun constitue une cellule-fille (fig. 645). Il n'est pas rare que les cellules-filles soient de taille différente, et la substance nucléaire peut être très inégalement répartie entre celles-ci : c'est là un phénomène essentiel qui distingue nettement l'une de l'autre les divisions indirecte et directe : l'irrégularité et l'inconstance du résultat deviennent la caractéristique fondamentale de ce dernier processus.

Les observations de Ranvier ont été vérifiées et confirmées sur un grand nombre de cellules appartenant aux représentants les plus divers de l'échelle zoologique. De plus, l'emploi de la technique moderne a mis en lumière un certain nombre de faits nouveaux qui ont trait surtout au rôle probable des centrosomes et des sphères pendant l'amitose. D'après un certain nombre d'observations concordantes, la fissuration ou

l'invagination (fig. 646) du noyau se réalise toujours en face de la sphère (Flemming, Meves), qui, à la fin de la division, vient souvent se placer entre les surfaces nucléaires en contact. Bien plus, dans certains cas, la sphère prend la forme d'un anneau, entoure le noyau à la manière d'un lien, et se resserre progressivement au fur et à mesure que s'accentue l'étran-

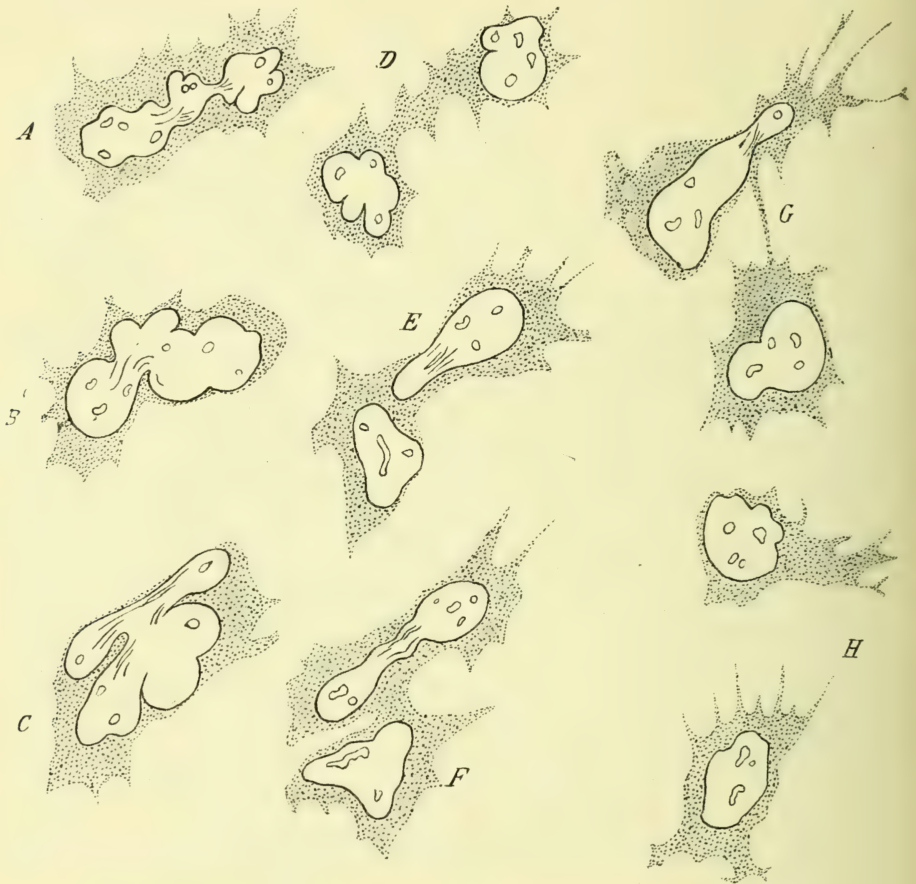


Fig. 645. — *Cellule lymphatique d'Axolotl observée pendant 3 h. 25 minutes à une température qui a varié entre 16 et 18°.*

Différents stades de la division directe. L'étranglement, puis la division du noyau se réalisent tout d'abord (A, B, C, D) ; le cytoplasma montre ensuite les mêmes processus (E, F, G, H). D'après Ranvier.

glement nucléaire. A la fin de la division, la sphère est située entre les deux noyaux-filles. Meves a obtenu ces curieux résultats dans les spermatogonies de la Salamandre et admet l'influence directe de la sphère sur le noyau, influence qui s'exerce d'ailleurs à distance, car il n'y a jamais contact entre ces deux formations. Cette observation paraît démontrer d'une manière particulièrement lumineuse l'influence de la sphère sur la division directe. Mais elle a été critiquée par Nicolas ; d'après celui-ci la sphère de Meves ne serait autre chose qu'une mince lame cytoplasmique qui s'insinue dans l'encoche des noyaux et qui sans doute se rétracte sous l'influence des

réactifs. Quoi qu'il en soit de l'observation de MEVES et de sa valeur, il n'en reste pas moins établi que la sphère doit jouer un rôle dans le processus amitotique, puisque c'est toujours en face d'elle que débute l'invagination nucléaire.

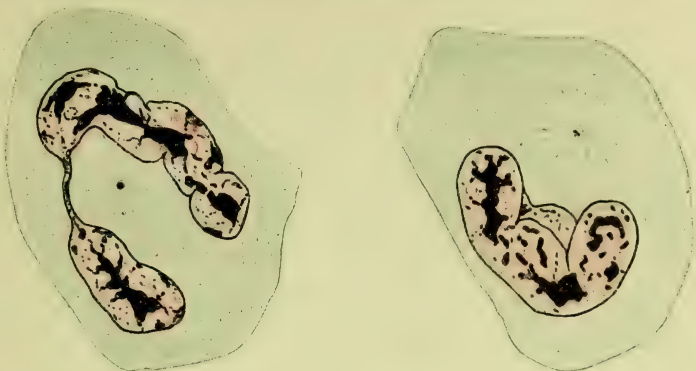


FIG. 646. — *Deux leucocytes de la couche lymphoïde du foie de Triton.* Invagination nucléaire en face du centre dynamique de la cellule. ×1 800.

La division amitotique du noyau se produit par étranglement ou par clivage. Nous connaissons le premier processus au cours duquel, d'ailleurs, on n'observe aucun changement dans la manière d'être de la chromatine. Dans la division par clivage, le noyau se segmente en deux noyaux-filles à la suite de la formation d'une fissure étroite et linéaire. Ce clivage peut

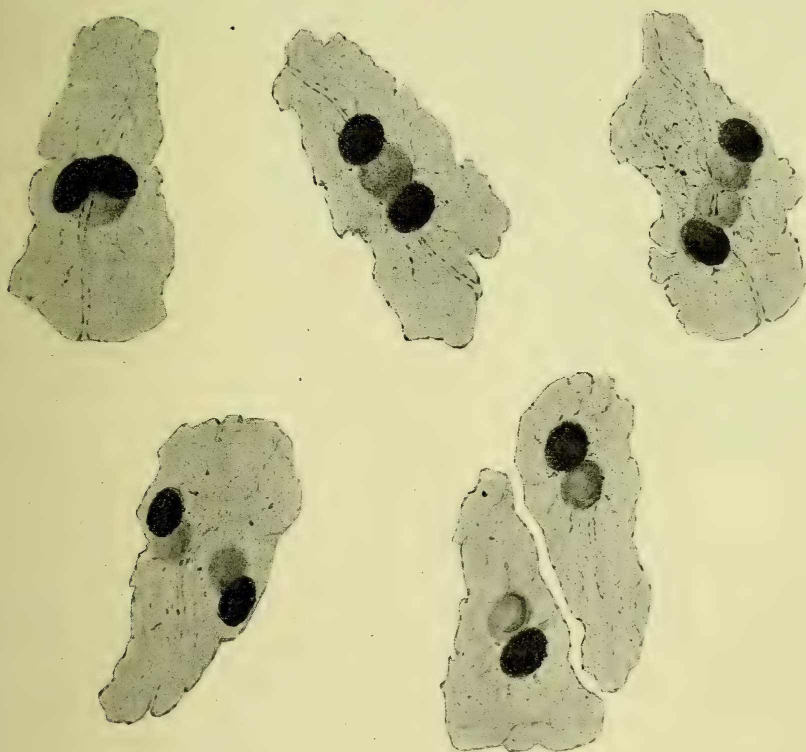


FIG. 647. — *Différents stades de la division par clivage de l'appareil nucléolaire et du noyau sertolien dans le testicule du Cobaye.* × 1.800.

être précédé par l'apparition dans le noyau d'une sorte de bande claire; sur les faces de cette dernière se différencient deux séries de grains parallèles qui limitent une lame de caryoplasme au niveau de laquelle se fera la division (Lœwit dans les cellules du sang de l'Ecrevisse, vom Rath dans les cellules glandulaires d'*Anilocra mediterranea*, dans les cellules folliculeuses du testicule d'Ecrevisse, Sabatier dans les cellules du blastème testiculaire des Crustacés décapodes). La chromatine des noyaux de ces cellules se condense d'abord en grains; ceux-ci se « pulvérisent » ensuite en fines particules chromatiques qui se dispersent dans tout le noyau; puis ces particules, en partie du moins, se rassemblent au milieu de l'élément en une bande foncée que Sabatier désigne sous le nom de « voie lactée nucléinienne »; elles se disposent suivant deux couches parallèles entre lesquelles se trouve une plaque de caryoplasma. C'est au niveau de cette plaque que se fera la division de la cellule en deux cellules-filles, à la suite d'un glissement des deux noyaux-filles l'un sur l'autre.

On peut rencontrer dans certains testicules de Cobaye en voie d'atrophie expérimentale une prolifération abondante par clivage des noyaux de Sertoli; ce clivage est précédé d'une division très précise de l'appareil nucléolaire sertolien (fig. 647).

B. **Signification physiologique de l'amitose.** — Tous ces faits, d'ordre purement morphologique, sont admis par les biologistes. Il n'en est pas de même des questions théoriques relatives à la signification de l'amitose et aux rapports qui existent entre elle et la division mitotique.

Les controverses les plus ardentes ont été et demeurent toujours ouvertes au sujet de la signification physiologique de l'amitose; certains observateurs accordent à ce processus un pouvoir régénérateur au même titre qu'à la cytodiérèse; les autres le considèrent comme un stigmate de sénescence cellulaire qui marque le terme de l'évolution d'une cellule et en sonne le « glas funèbre », selon l'expression pittoresque de vom Rath. Les premiers auteurs pensent avoir constaté, dans un grand nombre d'objets, que l'amitose peut servir à la régénération des tissus et peut être suivie d'un grand nombre de multiplications mitotiques. Dans l'intestin de l'Écrevisse et des Insectes, dans les trachées des Janelles, dans le sang de l'Écrevisse, d'après Frenzel, Plate, Lœwit, les cellules usées par un travail physiologique intense sont remplacées par de nouveaux éléments constitués par voie amitotique. Dans les glandes génitales, ce procédé de multiplication cellulaire a été placé, par certains auteurs, à la base des lignées spermatogénétique et ovogénétique, observation, si elle est exacte, d'une portée théorique considérable, non seulement au point de vue tout spécial de l'amitose, mais surtout au point de vue de la signification qu'il faut accorder aux processus de la maturation et à la valeur chromatique des produits sexuels. Par exemple, dans l'ovaire de la Femme pendant toute la période génitale, les jeunes ovogonies se multiplient abondamment par voie amitotique (Stœckel); dans le testicule des Insectes, les cellules-mères dérivent d'une grande cellule située dans chaque loge testiculaire par le même mode de multiplication (Verson); c'est encore par amitose que prennent naissance les cellules-mères chez les Crustacés Décapodes (Sabatier), que les spermatogonies d'hiver se multiplient chez la Salamandre (Nicolas),

que ces mêmes spermatogonies se régénèrent, en partie du moins, dans le testicule du Rat (Regaud) ou des Oiseaux (Loisel). Remarquons que toutes ces divisions doivent être suivies, à brève échéance, des cytodiérèses les plus compliquées et les plus spécifiques de l'économie. Ces observations accordent évidemment une haute valeur physiologique à l'amitose, et les expérimentations récentes de Balbiani et Henneguy sont venues confirmer cette manière de voir.

Ces auteurs ont sectionné l'extrémité de la queue sur des têtards de Grenouille, puis accolé cette extrémité avec le tronc de l'animal ; ils ont ensuite constaté que la soudure des fragments se réalise en une heure ou une heure un quart, que cette soudure se produit aux dépens des cellules épithéliales qui prolifèrent rapidement, que cette prolifération se fait par voie amitotique, et enfin qu'au niveau du point de soudure, on retrouve plus tard des divisions indirectes. La mitose peut donc se rencontrer sur des éléments ayant subi la division directe ; aussi, à côté de l'amitose caractéristique de l'involution sénile d'une cellule, faut-il admettre une amitose physiologique, prolifératrice, qui se passe plus rapidement que la cytodiérèse et semble pouvoir suppléer cette dernière quand les phénomènes compliqués qui la caractérisent n'ont pas le temps de se produire.

Toutes ces observations paraissent concluantes; cependant il est difficile de se défendre d'un certain doute à leur endroit et de ne pas se demander si les éléments qui ont offert ultérieurement des multiplications cytodiérétiques représentent bien les cellules-filles d'amitoses antérieures. C'est là l'objection fondamentale que certains auteurs (Ziegler, vom Rath, de Bruyne, etc.) ont adressée aux conclusions des recherches précédentes; celles-ci n'auront une valeur définitive qu'à la seule condition d'être faites sur des éléments vivants, susceptibles d'être suivis dans toute leur évolution et d'offrir successivement les deux processus en question. Aussi, admettent-ils une opinion radicalement opposée à la précédente. Voici d'ailleurs les principales conclusions de vom Rath, citées d'après de Bruyne, qui les a vérifiées à la suite de ses recherches sur les Insectes et les Mollusques :

« 1° Toute cellule qui a subi une fois la division amitotique ne peut plus, dans aucune condition, se diviser mitotiquement ; elle va plutôt au-devant d'une destruction certaine ; mais les noyaux pourront peut-être, au préalable, se diviser encore à une ou à plusieurs reprises par voie directe ;

« 2° Dans tous les tissus et organes où se produit une usure continuelle ou périodique d'éléments cellulaires, la régénération, c'est-à-dire le remplacement des cellules épuisées ou en voie de destruction, se fait par division mitotique de cellules génératrices peu différenciées;

« 3° La division directe ne se produit que dans les cellules qui, par suite de spécialisation particulière, président à une fonction intensive d'assimilation, de sécrétion ou d'excrétion, ou bien encore dans de vieilles cellules usées et par conséquent là où les cellules n'ont qu'un rôle passager ;

« 4° Contrairement aux mitoses, les divisions directes ont, en général, un caractère dégénératif plus ou moins facilement reconnaissable. »

Il ne paraît guère possible de se prononcer actuellement sur le fond de la question. Nous penchons, cependant, vers la seconde hypothèse. Presque toutes les observations d'amitoses régénératrices ont été infirmées. L'exis-

tence de telles amitoses *régénératrices* dans les noyaux sertoliens, dans les noyaux du blastème séminal chez les Invertébrés, pour nous en tenir à celles-là, paraît difficilement admissible et ne semble pas démontrée. Envisageons la multiplication cellulaire dans son ensemble : nous rencontrons partout la cytodiérèse comme processus normal de la croissance et de la régénération ; l'amitose apparaît comme un phénomène exceptionnel ; elle se passe surtout dans les cellules usées ou malades dans les tissus pathologiques ou soumis à des conditions anormales. Les expériences de Pfeffer et Nathanson, de Gerassimoff, sur les divisions de *Spirogyra*, de Hæcker, sur les segmentations du *Cyclops brevicornis*, sont suggestives à cet égard. Les cellules en voie de mitose active, soumises à des conditions délétères, se reproduisent par division directe, puis redonnent des cytodiérèses quand on les replace dans un milieu convenable. Aussi Hæcker les désigne-t-il sous le nom de pseudoamitoses.

L'amitose se produit donc dans les cellules rendues malades expérimentalement. Elle est un accident, une manifestation morbide; elle devient le seul effort reproducteur possible de leur vitalité amoindrie. Il en est de même, sans doute, dans les cellules tissulaires atteintes par ce processus. Il n'en faut pas conclure que les produits d'une amitose ne sont pas viables pendant un certain temps ; mais cet amoindrissement de leur vitalité paraît ici sans remède ; ils ne sont plus susceptibles de faire souche de nouvelles et nombreuses générations cellulaires.

La comparaison de la cytodiérèse et de l'amitose au point de vüe de leur mécanisme nous conduit à la même conception. Dans une cytodiérèse, la réorganisation du réticulum nucléaire, la formation du spirème et des chromosomes, la fissuratipn de ces derniers, tout cela a pour résultat la constitution de noyaux-filles, dont les substances chromatiques, chromosome à chromosome, microsome à microsome, paraissent tout à fait homologues. Quand il s'établit des différences au cours des divisions hétérogènes, elles se produisent par le jeu de ce mécanisme, dont la délicatesse et la précision dépassent ce que l'analyse microscopique nous révèle actuellement. On observe le contraire dans l'amitose. Ici, le résultat manque de précision. La division livre aux cellules-filles deux territoires différents du noyau, qui n'a pas subi de remaniement préalable. Ces deux masses chromatiques sont parfois différentes en volume, et cette manière d'être trouve sa manifestation la plus nette dans le bourgeonnement nucléaire des cellules néoplasiques. Il semble donc téméraire d'identifier ces deux processus au point de vue de leurs résultats et d'accorder au second la même valeur qu'au premier. Un tel parallélisme nous paraît inadmissible. Mais il est évident que cette opinion n'a qu'une valeur contingente. Nous la tiendrons cependant pour exacte, tant qu'une observation de division directe, installée sur le parcours d'une lignée cellulaire vivace, ne sera pas venue l'infirmer d'une manière positive.

C. **Rapports entre les divisions directe et indirecte.** — On retrouve les mêmes interprétations contradictoires au sujet de l'origine de la division directe et de ses rapports historiques avec la division indirecte. D'après nos études sur la cytodiérèse chez les Unicellulaires, nous avons vu que celle-ci se simplifie de plus en plus au fur et à mesure que l'on descend

l'échelle zoologique ; elle présente finalement une simplicité si grande et un habitus cytodiérétique si peu accentué, qu'elle finit par se confondre peu à peu avec l'amitose proprement dite. Cette observation a conduit certains auteurs, comme Henneguy par exemple, à considérer que la division indirecte a fait son apparition chez les Unicellulaires, où elle offre son maximum de simplicité, puis s'est compliquée et perfectionnée de plus en plus, en gagnant peu à peu des chromosomes, une figure achromatique complexe, des sphères et des centrosomes bien définis ; elle leur a fait admettre, en outre, que cette division indirecte dérive phylogénétiquement de la division directe, mode normal de reproduction chez les Unicellulaires et mode primitif de la bipartition du noyau (Waldeyer et Strasburger). Mais beaucoup de biologistes partagent une opinion contraire et pensent avec vom Rath que « la mitose n'est pas dérivée de la division directe et que celle-ci n'est pas le mode primitif de la division. Il est bien possible que l'amitose et la caryocinèse n'aient aucun rapport génétique et constituent deux modes de division indépendants » (1).

En l'absence de faits nettement démonstratifs, les deux manières de voir peuvent se soutenir l'une et l'autre, et il ne suffit pas que les mitoses les plus simplifiées ressemblent à des amitoses pour avoir le droit de conclure à la genèse des premières aux dépens des secondes. Ces similitudes n'en constituent pas moins une forte suggestion en faveur de cette dernière hypothèse ; mais, comme le fait remarquer judicieusement Henneguy, « sur ce point comme sur beaucoup d'autres en cytologie, nous devons reconnaître que nos connaissances ne sont pas assez avancées pour qu'on puisse décider de la valeur physiologique des deux modes de division cellulaire, de leur origine et des rapports qui existent entre eux ».

(1) Cité d'après de Bruyne.

LIVRE X

REPRODUCTION DES INDIVIDUS

CHAPITRE PREMIER

Phylogenèse de l'appareil sexuel. — Acquisition progressive du dimorphisme des éléments sexuels. — Le Soma et le Germen.

Jusqu'ici nous avons étudié seulement le mécanisme de la multiplication cellulaire, dont la connaissance est d'une nécessité primordiale pour la compréhension des phénomènes qui déterminent la reproduction des individus. La scissiparité, la conjugaison dans les formes unicellulaires, la multiplication des cellules sexuelles souches, la maturation des gamètes mâles et femelles, la segmentation consécutive à la fécondation, sont des cas particuliers des divisions directe ou indirecte; ils en suivent les lois générales, tout en présentant des particularités d'un grand intérêt : le problème de la génération et de l'ontogenèse est avant tout un problème cytodiérétique.

Chez beaucoup de formes unicellulaires, la reproduction se réalise le plus souvent par division directe ou *scissiparité*; chez les Bactéries, les Amibes, ce processus suffit pour assurer la continuité des générations. Cependant, chez un grand nombre d'Unicellulaires, en particulier chez les Infusoires, la scissiparité paraît insuffisante pour déterminer la multiplication indéfinie de l'espèce. Les générations issues d'un grand nombre de divisions directes seraient vouées à la stérilité, si un phénomène nouveau, dont la signification biologique a été bien mise en évidence par Maupas, ne

venait régénérer la race et lui rendre au maximum sa puissance reproductrice. Ce phénomène compliqué, qui se manifeste seulement après un nombre de générations scissipares variable suivant les différentes espèces, consiste essentiellement dans l'accolement de ces individus deux à deux et dans l'échange réciproque, puis la fusion d'une partie de leur substance nucléaire ; on le désigne sous le nom de *conjugaison*. Celle-ci possède une valeur biologique capitale : elle nous initie au processus fondamental de la fécondation, nous en fait entrevoir l'origine historique, et nous indique que son essence consiste dans l'union des substances nucléaires des cellules qui se conjuguent. Ce dernier phénomène, ou *amphimixie*, se retrouve dans la très grande majorité des Pluricellulaires et surtout des Métazoaires supérieurs, où elle devient la condition générale et nécessaire de la reproduction ; chez eux, des éléments sexuels morphologiquement très différenciés, les *gamètes ou gonocytes mâles et femelles*, doivent s'unir l'un à l'autre pour constituer *l'œuf fécondé*, point de départ du nouvel organisme.

On donne plus spécialement le nom de *fécondation* ou *fertilisation* à cette fusion des gamètes et le nom de *gamogenèse* au mode de reproduction dans lequel la cellule originelle du futur organisme est produite par fécondation. Mais il s'en faut que la gamogenèse se présente partout avec ses caractères définitifs. A tous les degrés de la hiérarchie des êtres vivants, elle offre des aspects si divers, un polymorphisme si accentué, que l'étude en est d'un intérêt fondamental pour la recherche de l'origine de la reproduction amphimixique. Cette étude, en effet, met en évidence la différenciation progressive des éléments mâles et femelles, le perfectionnement continu et le déterminisme de plus en plus précis des éléments reproducteurs, supports des propriétés héréditaires. C'est ce perfectionnement continu des gamètes que nous voudrions esquisser rapidement. Nous voudrions montrer comment s'est obtenu, au moyen de la phylogenèse, le dimorphisme des gamètes et comment s'est réalisée la distinction fondamentale entre les éléments chargés des fonctions organiques de l'individu, ou *éléments somatiques*, dont l'ensemble constitue le *soma*, et les éléments chargés des fonctions reproductrices, ou *éléments germinatifs*, dont l'ensemble constitue le *germen*.

Est-ce à dire que tous les Êtres pluricellulaires se reproduisent par gamogenèse ? Il est de fait qu'il en est ainsi pour la plupart d'entre eux ; mais un grand nombre d'êtres inférieurs se reproduisent également par scissiparité, par bourgeonnement, par spores et même, dans divers groupes, par une combinaison de la reproduction sexuée et asexuée.

On sait que la *scissiparité* se rencontre chez certains Métazoaires (Polypiers, Actinies, Hydres), que le *bourgeonnement* ou *gemmiparité* — caractérisé par le développement d'un petit groupe de cellules ayant un caractère embryonnaire en un nouvel organisme — s'observe chez les Éponges, Cœlentérés, Bryozoaires, Tuniciers et chez les Végétaux ; que la reproduction asexuée par spores existe, à l'exclusion de toute amphimixie, chez la plupart des Champignons et chez diverses Algues. Ces modes de reproduction ont été désignés sous les noms de *reproduction asexuée* ou *agamogenèse*.

L'agamogenèse ne se rencontre donc, comme procédé de génération,

que dans les régions tout à fait inférieures de la série phylogénétique. Au fur et à mesure qu'on s'en éloigne, la gamogenèse s'établit avec tous ses perfectionnements progressifs ; ses caractères obscurs et primordiaux se précisent de plus en plus, les éléments du germen se spécialisent parmi les éléments du soma, et les gamètes de chaque sexe finissent par présenter une morphologie caractéristique, merveilleusement façonnée à leur rôle spécifique par l'adaptation fonctionnelle. C'est l'examen rapide de quelques

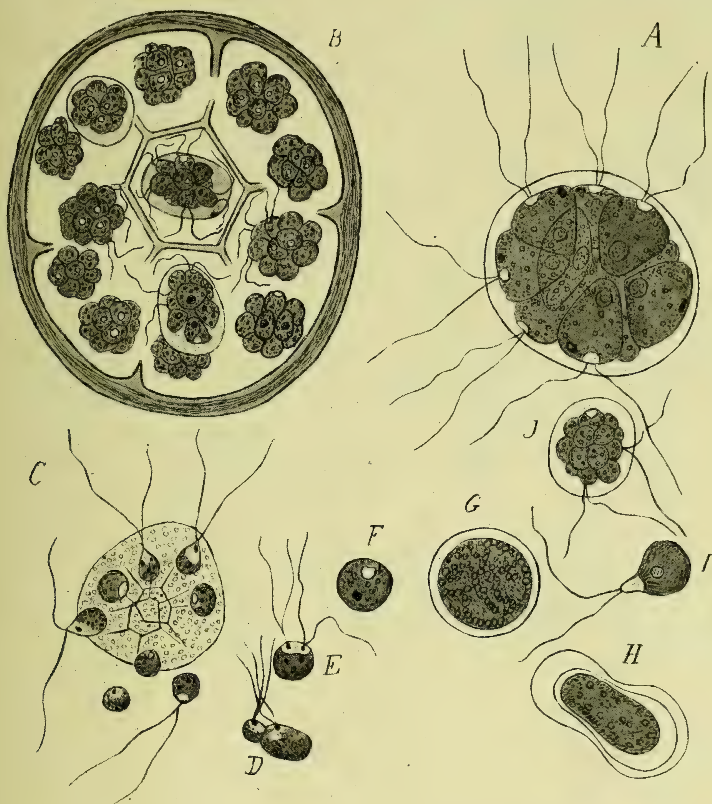


Fig. 648. — *Développement de* Pandorina morum.

A, un individu de *Pandorina* constitué par seize cellules flagellées. — B, individu divisé en seize individus-filles. — C, individu sexué constitué de huit cellules qui se séparent les unes des autres. — D, zoospores en conjugaison. Accolement des deux zoospores. — E, fusion des deux zoospores en une cellule unique encore munie de quatre flagellums. – F, jeune zygote. — G, zygote complètement développée. — H, transformation en une grande zoospore du contenu d'une zygote. — I, grande zoospore libre et flagellée. — J, jeune individu issu de divisions d'une grande zoospore. D'après Pringsheim.

étapes choisies dans ce long développement phylogénétique que nous allons entreprendre ci-dessous.

Le cas le plus simple de gamogenèse chez les Êtres pluricellulaires nous est offert par une petite Algue d'eau douce, le *Pandorina morum*. Chaque individu est constitué par seize cellules, munies chacune de deux flagellums, et disposées en une colonie arrondie noyée dans une masse gélatineuse commune. Une cellule quelconque de *Pandorina* peut produire une colonie-fille de seize cellules à la suite de quatre bipartitions succes-

sives. Ce mode de reproduction agame peut se prolonger pendant un temps variable. Quand la colonie va se multiplier par gamogenèse, chaque cellule donne seulement naissance à huit cellules-filles ; celles-ci se séparent les unes des autres et sont constituées chacune par un corps protoplasmique ovalaire dont l'extrémité effilée porte deux flagellums; ce sont les *zoospores*. Ces zoospores s'accolent deux à deux, se fusionnent peu à peu en une cellule mixte munie pendant un certain temps de quatre flagellums. Ces derniers disparaissent ensuite, et la cellule mixte s'entoure d'une membrane cellulosique. C'est la *zygote* ou *oospore*. La zygote se transforme lentement en une zoospore volumineuse qui se divise et reproduit une colonie de *Pandorina* constituée par seize cellules (fig. 648). De même, chez beaucoup d'Algues inférieures, les gamètes ne peuvent se distinguer les unes des autres, par aucun caractère. Les gamètes du *Botrydium granulatum*, issues de cultures différentes et réunies dans une goutte d'eau, s'accouplent deux à deux, se conjuguent par leurs extrémités antérieures hyalines. Elles se fusionnent complètement d'avant en arrière et constituent ainsi un corps ovalaire, muni de quatre flagellums. Puis cette zygote ralentit ses mouvements, perd ses fouets vibratiles, s'arrondit et s'entoure d'une membrane propre (fig. 649).

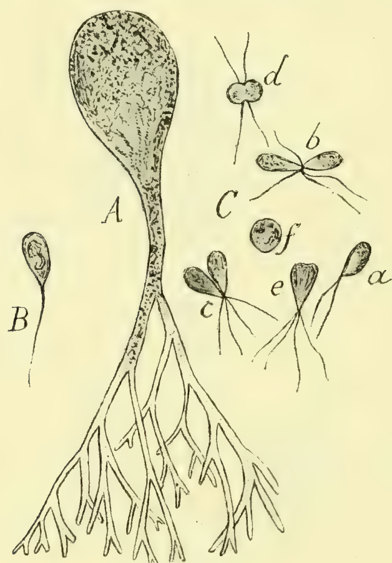


Fig. 649. — *Bothrydium granulatum*.

A, une petite plante de taille moyenne grossie 28 fois. — B, une zoospore grossie 540 fois. — C, gamètes. — *a*, gamète isolée. — *b*, deux gamètes venant au contact. — *c*, *d*, *e*, conjugaison ou fusionnement des gamètes. — *f*, zygospore résultant de leur conjugaison. × 540. D'après Strasburger; figure empruntée à O. Hertwig.

Dans ces exemples, les cellules qui se conjuguent sont en général de taille à peu près égale et ne présentent aucun caractère permettant de leur attribuer une différenciation sexuelle. Aussi a-t-on donné le nom d'*isogamie* à toutes les fécondations possédant cette particularité. Cette isogamie pure présente un grand intérêt théorique. A moins d'admettre entre les gamètes isogames une différence inanalysable au microscope, elle nous montre que la reproduction sexuelle, dans sa manière d'être tout à fait primitive, consiste peut-être simplement dans un accroissement violent et considérable des substances cellulaires, et devient réductible, en dernière analyse, à un phénomène d'assimilation (Y. Delage).

Les premiers rudiments d'une différenciation sexuelle entre les deux gamètes vont apparaître chez d'autres Algues inférieures (*Zygnémacées*) (*hétérogamie*). Ces Algues sont constituées par de longues files de cellules disposées bout à bout. Quand deux filaments se touchent sur une certaine étendue, toutes les cellules situées vis-à-vis l'une de l'autre se préparent à entrer en conjugaison. Chez les *Spirogyres*, par exemple, les cellules en

question émettent des prolongements qui se dirigent les uns vers les autres; ils arrivent bientôt en contact, la membrane qui les recouvre se résorbe, et il s'établit une série de canaux de communication qui réunissent les unes aux autres les cellules des deux filaments. Dans le genre *Mésocarpus*, les deux corps protoplasmiques vont à la rencontre l'un de l'autre et se fusionnent dans le canal de communication; chez *Spirogyra*, au contraire, l'une des deux cellules reste passive dans sa membrane; l'autre s'engage dans le canal de communication et se fusionne avec l'élément immobile pour donner naissance à une zygote ou oospore. Celle-ci germera au printemps et produira un nouveau filament de Spirogyre (fig. 650).

Il semble que l'on constate ici un *faible indice de sexualité* : *l'une des*

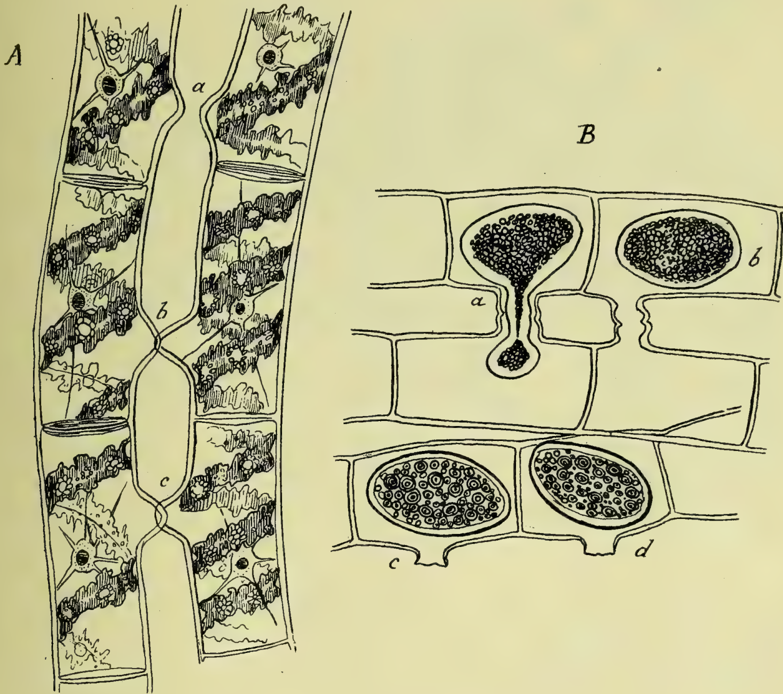


FIG. 650. — *Spirogyra longata*.

A, deux filaments de *Spirogyra* accolés dont quelques éléments se préparent à la conjugaison. Ces éléments présentent un ruban chlorophyllien contourné en spirale et qui renferme des grains arrondis et clairs; ce sont des grains d'amidon. Au centre, on remarque un noyau contenu dans un corps protoplasmique étoilé dont les branches atteignent la face interne de la membrane cellulaire. En *a*, *b*, *c*, excroissances cellulaires qui vont à la rencontre les unes des autres et préparent l'acte de la copulation. — B, stade de la conjugaison. En *a*, le contenu d'une cellule est en voie de pénétration dans la cellule située en face d'elle. — En *b*, les deux cellules sont fusionnées. — *c*, *d*, jeunes zygotes recouvertes de leur membrane d'enveloppe. D'après SACHS; figure empruntée à O. HERTWIG.

gamètes se rapproche du spermatozoïde par sa mobilité, et l'autre de l'œuf par son inertie. Mais cette distinction est très relative; il n'existe aucune différence entre les gamètes au point de vue morphologique et toutes les cellules d'un filament peuvent se comporter indifféremment comme mâles ou comme femelles.

Chez *Ectocarpus*, *Giraudia* et autres espèces de Phœosporées, les

gamètes, au moment de leur naissance, représentent également des zoospores munies de deux flagellums et *absolument identiques.*

Primitivement elles sont toutes mobiles ; mais bientôt les unes se fixent, les autres se meuvent avec rapidité dans le milieu liquide ambiant et se fusionnent avec les premières. Ici encore il semble qu'on puisse considérer *comme femelle la cellule immobile et comme mâle celle qui va à sa recherche.*

Les gamètes se distinguent seulement par leur mobilité dans les exemples précédents. En choisissant d'autres exemples plus élevés dans la série phylogénétique, nous allons pouvoir les différencier l'un de l'autre par leurs caractères morphologiques. Certaines cellules atteignent une taille considérable et peuvent être désignées sous le nom d'*œufs* chez les *Fucacées* et les *Characées*. D'autre part, les gamètes mâles représentent des zoospores de taille extrêmement réduite ; celles-ci sont très mobiles, munies de deux flagellums, et sont constituées presque exclusivement par la substance nucléaire, entourée par une mince couche de cytoplasma. Elles rappellent les spermatozoïdes et sont appelées *anthérozoïdes* ou spermatozoïdes végétaux. *Le dimorphisme sexuel est ici nettement établi entre l'élément femelle et l'élément mâle.*

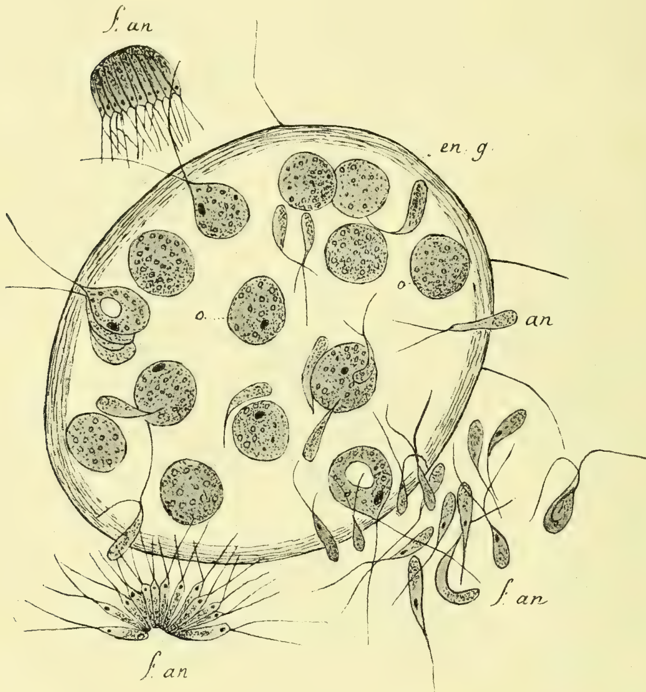


Fig. 651.— Eudorina elegans. *Colonie femelle entourée d'anthérozoïdes.* *eng*, enveloppe gélatineuse commune. — *o*, œuf. — *an*, anthérozoïde. — *f.an* faisceaux d'anthérozoïdes à différentes phases de leur dissociation. D'après Goebel ; figure empruntée à O. Hertwig.

Les exemples classiques fournis par *Eudorina elegans* et *Volvox globator*, de la famille des Volvocinées, sont plus probants encore.

Eudorina constitue une colonie de seize à trente-deux cellules renfermées dans une enveloppe gélatineuse commune. Lors de la reproduction sexuée, les différentes colonies évoluent les unes dans le sens mâle, les autres dans le sens femelle ; les cellules des colonies femelles se transforment en *œufs* sans subir d'autre division ; les cellules des colonies mâles se divisent plusieurs fois de suite et donnent naissance à un faisceau de gamètes mâles ciliées ou anthérozoïdes. Une fois mis en liberté, les faisceaux d'anthé-

rozoïdes se déplacent rapidement dans l'eau et se dissocient en leurs éléments constitutifs; ceux-ci pénètrent dans la masse gélatineuse qui entoure la colonie femelle et fécondent les cellules-œufs qui les constituent (fig. 651).

Chez *Volvox globator*, les gamètes se développent aux dépens d'un nombre restreint de cellules constitutives de l'individu ; les unes, à la suite de divisions répétées, se transforment en anthérozoïdes de petite taille et très agiles ; les autres augmentent considérablement de volume et se transforment en oosphères. Outre que nous observons ici un dimorphisme des gamètes plus marqué que dans les exemples précédents, nous constatons aussi une *spécialisation des cellules reproductrices. Certains éléments seuls*

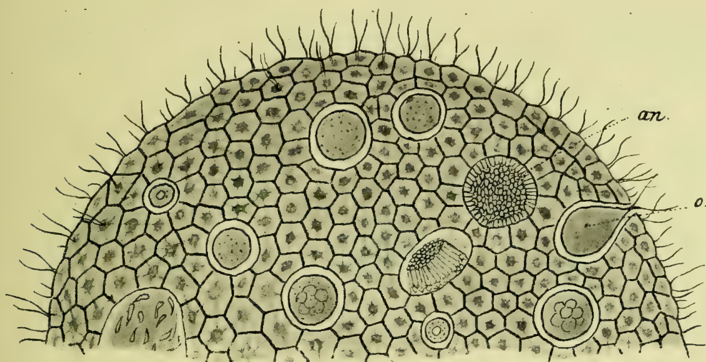


Fig. 652. — Volvox globator. *Colonie sexuée hermaphrodite.*

an, gamètes mâles (anthérozoïdes). — *o*, gamètes femelles (œufs). Les autres cellules sont des cellules végétatives ou somatiques. Figure combinée d'après Cienkovsky et Bütschli et un peu schématisée. Empruntée à O. Hertwig.

acquièrent les caractères sexuels et les autres poursuivent leur vie végétative (fig. 652).

A partir de ce moment et au fur et à mesure que nous nous élevons dans l'échelle des Êtres pluricellulaires, nous constatons, d'une part, un dimorphisme de plus en plus accentué entre les gamètes de chaque sexe et, d'autre part, une distinction de plus en plus fondamentale entre les cellules chargées de la transmission héréditaire et les cellules chargées des fonctions végétatives de l'individu.

La gamète femelle se caractérise progressivement par son inertie, par son volume, par la quantité souvent très grande des matériaux qu'elle accumule dans son cytoplasme, par la durée et l'importance de sa phase d'accroissement, par les enveloppes protectrices dont elle s'entoure quelquefois. La gamète mâle, au contraire, diminue de plus en plus de dimensions, s'allège de tout matériel de réserve encombrant, se réduit, pour ainsi dire, à sa seule substance nucléaire, se munit le plus souvent d'un ou plusieurs fouets vibratiles qui lui permettent les mouvements rapides et l'active recherche de la gamète femelle. Comme nous l'avons vu, ces deux cellules si dissemblables sont dès le principe morphologiquement identiques. Aussi peut-on conclure avec O. Hertwig que « *les cellules-œufs et les cellules spermatiques se sont formées*, *par différenciation*, *suivant des*

directions opposées, de cellules reproductrices primitivement équivalentes et incapables d'être distinguées les unes des autres. »

La différenciation morphologique et fonctionnelle entre les éléments végétatifs et les éléments reproducteurs, dont nous avons reconnu un premier exemple chez les Volvocinées, se précise également de plus en plus. Il est dès lors permis de les opposer les uns aux autres et de les caractériser, les premiers par le nom de *cellules somatiques*, dont l'ensemble constitue le *soma*, les secondes par le nom de *cellules sexuelles*, dont l'ensemble constitue le *germen*. Cette distinction s'accentue encore par la spécialisation des organes destinés à fournir les gamètes de chaque sexe (*testicules* et *ovaires*). Une telle distinction fondamentale entre les éléments somatiques et les éléments germinaux fait tout de suite supposer qu'elle existe à toutes les phases de développement chez les Pluricellulaires. Il semble difficile d'admettre un tronc commun à ces deux ramifications cellulaires si radicalement dissemblables par leurs attributs essentiels. La valeur ontogénétique des éléments germinaux est donc la question qui se pose en premier lieu. Ces cellules sont-elles, dès le principe, distinctes des cellules du soma par la présence d'une parcelle germinative spéciale chargée des qualités héréditaires dont elles ont hérité sans partage ? Ou bien représentent-elles des cellules non spécifiques qui se différencient à une époque tardive de l'ontogenèse aux dépens des cellules somatiques d'une région spéciale de l'embryon ? Nous nous proposons d'étudier dans le prochain chapitre les faits découverts et les opinions émises sur cet important problème de la biologie générale.

CHAPITRE II

Ontogenèse des cellules sexuelles. — La lignée germinale.

Avant d'étudier les observations faites sur l'origine des éléments sexuels, nous désirons exposer la théorie de WEISMANN sur la « *Continuité du plasma germinatif* » ; elle aidera à concevoir l'importance de la question posée et fera comprendre la signification théorique des nombreuses recherches réalisées sur ce problème fondamental de l'ontogenèse.

ARTICLE PREMIER. — SOLUTION THÉORIQUE PROPOSÉE PAR WEISMANN : THÉORIE DE LA CONTINUITÉ DU PLASMA GERMINATIF

Dans ses célèbres spéculations sur la continuité du plasma germinatif ancestral, WEISMANN pose en principe que la substance nucléaire représente l'élément essentiel de la cellule, que tous les phénomènes vitaux intracellulaires se trouvent sous sa dépendance et qu'elle joue un rôle dominateur par rapport au cytoplasma. Il lui donne le nom d'*idioplasma*, qu'il emprunte à NÆGELI. L'idioplasma de l'œuf fécondé est d'une extrême complexité et contient tous les idioplasmas des multiples variétés cellulaires du futur organisme, avec leurs caractères et leurs propriétés différentes. La question est de savoir comment ces derniers proviennent de celui de l'œuf et comment s'est effectué leur partage. L'auteur admet qu'il existe au cours des segmentations ontogénétiques deux sortes de divisions nucléaires : des divisions *homogènes* qui distribuent aux noyaux-filles une part quantitativement égale et qualitativement équivalente de l'idioplasma du noyau-mère, et des divisions *hétérogènes*, à la suite desquelles les noyaux-filles en reçoivent chacun une part qualitativement différente. De plus, l'idioplasma de l'œuf fécondé renferme deux plasmas nucléaires, un *plasma germinatif* qui constitue le support des propriétés héréditaires mâles et femelles, et un *plasma ovogène* qui en représente l'élément végétatif. La persistance intégrale et la continuité du plasma germinatif au cours des premières générations de blastomères s'explique facilement par l'existence des divisions hétérogènes. Dès la première division de segmentation, l'un des deux blastomères (blastomère A) reçoit, outre sa part de plasma ovogène, la parcelle

intacte de plasma germinatif, tandis qu'au contraire le deuxième blastomère (blastomère B) reçoit exclusivement l'autre moitié du plasma ovogène de l'œuf. Dans la division du deuxième degré ontogénétique, le premier blastomère (blastomère A) lègue également à une seule de ses deux cellules-

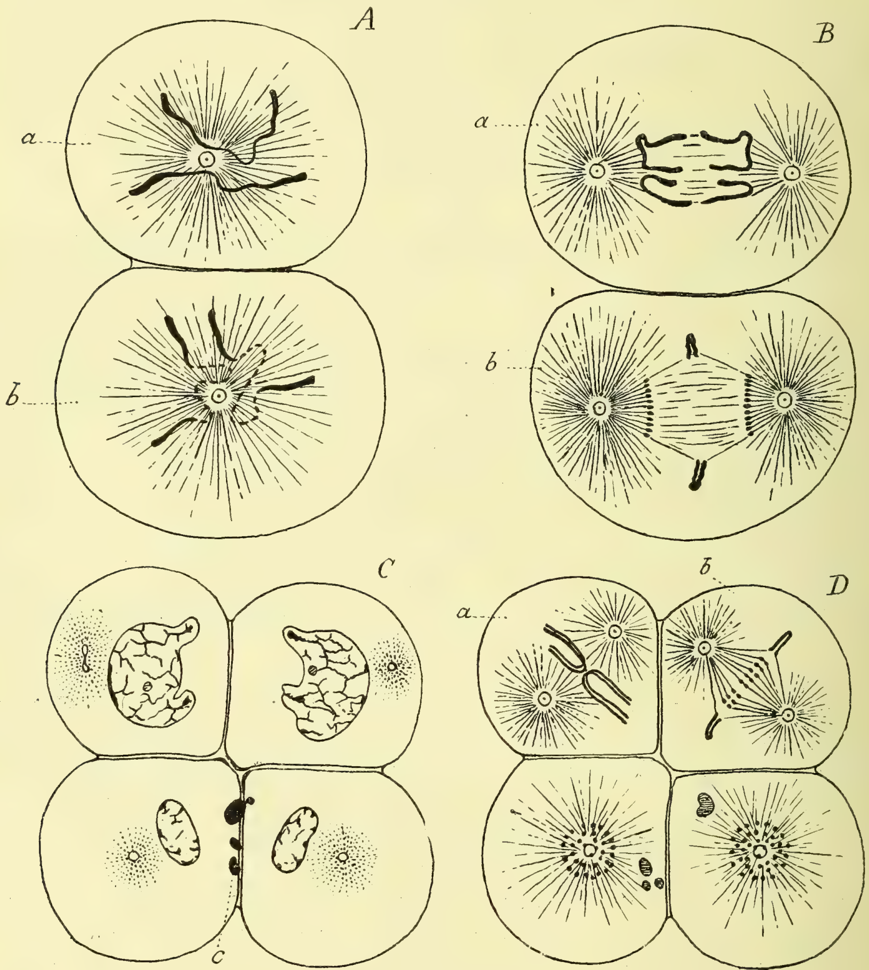


Fig. 653. — *Origine des cellules sexuelles primordiales chez l'*Ascaris megalocephala univalens.

A, les deux premiers blastomères. — *a*, cellule à chromosomes entiers, cellule souche d'où dériveront les cellules germinales. — *b*. cellule dont les chromosomes se segmentent en un grand nombre de fragments et expulsent leurs extrémités épaissies. — B, anaphase des deux premiers blastomères. — *a*. cellule à chromosomes entiers, — *b*, cellule à chromosomes fragmentés; les extrémités des chromosomes non utilisées dans la mitose demeurent au niveau de l'équateur fusorial. — C, les quatre premiers blastomères à noyaux inégalement volumineux. — En *c*, chromatine éliminée. — D, troisième division ontogénétique; dans les cellules *a* et *b*, on constate un processus identique à celui qui s'est réalisé dans les deux premiers blastomères. D'après Boveri; figure empruntée à Wilson.

filles le plasma germinatif dont il a hérité sans partage, et ainsi de suite jusqu'à la *cellule-mère des éléments sexuels*. Puis, à un moment donné du développement, celle-ci se segmente par divisions homogènes et donne naissance à un grand nombre de *cellules progerminatives* qui reçoivent toutes une minime parcelle de plasma ancestral. Chacune de ces parcelles s'accroît

par nutrition après chaque division homogène et devient égale à celle qui était contenue dans la cellule-mère et par conséquent dans l'œuf fécondé.

Bien qu'elle soit passible, dans son ensemble, d'objections et de critiques sérieuses, cette théorie n'en demeure pas moins une conception séduisante, parce qu'elle nous donne l'explication matérielle du problème de l'hérédité et des questions connexes. Certaines observations, publiées récemment, semblent la corroborer dans son essence et lui apporter quelques-uns des faits positifs qui lui manquaient au moment où elle fut émise sous forme de spéculation pure.

Article 2. — FAITS CONFIRMATIFS DE L'EXISTENCE D'UNE LIGNÉE GERMINALE

On sait actuellement qu'il existe dans certains groupes de Métazoaires et dès le début de la segmentation, une distinction morphologique entre les ascendants des cellules sexuelles et ceux des cellules somatiques. Des observations remarquables ont été faites à ce sujet par Boveri, chez l'*Ascaris megalocephala univalens*. A la suite de la division de l'œuf fécondé d'*Ascaris*, chacun des deux premiers blastomères reçoit deux chromosomes. Quand ces blastomères se divisent à leur tour, les chromosomes se comportent différemment dans chacun d'eux. Dans l'un, ils demeurent entiers et identiques à ceux de la cellule-mère ; dans l'autre, leurs extrémités épaissies sont rejetées dans le cytoplasma et y dégénèrent; leurs parties centrales amincies persistent seules puis se segmentent en un grand nombre de fragments. La division du deuxième degré ontogénétique donne quatre cellules; deux de ces cellules seront issues du blastomère à chromosomes entiers, et les deux autres du blastomère à chromosomes incomplets. Les descendants de celles-ci seront tous des cellules à chromosomes incomplets. Les deux premières, en se divisant à leur tour (division du troisième degré ontogénétique), nous montrent le même phénomène d'épuration nucléaire : les grands chromosomes reparaissent dans chacune d'elles et se segmentent longitudinalement ; mais, dans l'une, ils perdent leurs extrémités, tandis qu'ils les gardent dans l'autre (fig. 653). Ces processus se répètent plusieurs fois (cinq fois d'après Boveri, quatre fois d'après Zur Strassen), et de la sorte une seule cellule conserve ses chromosomes entiers. Puis, celle-ci se divise sans élimination de chromatine, se segmente, pour employer l'expression de Weismann, par divisions homogènes et donne naissance à une série d'éléments semblables à leur élément-mère ; ils constituent les *cellules sexuelles primordiales* ou *cellules progerminatives. Les éléments à chromosomes entiers représentent donc les ascendants des cellules sexuelles et se transmettent intacte la chromatine du noyau fécondé.* Ainsi paraît se vérifier, dans le cas de l'*Ascaris*, la question résolue théoriquement par Weismann, à savoir comment il est possible que la substance héréditaire reparaisse, avec tous ses caractères, dans les cellules progerminatives après les multiples segmentations de l'ontogenèse.

Dans les plus grosses variétés de *Cyclops*, spécialement chez *Cyclops*

brevicornis, Hæcker a montré qu'il existe également, dès le début de la segmentation, entre les ascendants des cellules sexuelles et ceux des cellules somatiques, une distinction fondamentale que l'on peut établir sur de multiples particularités morphologiques. Les éléments sexuels souches sont caractérisés par les quatre particularités suivantes :

1° Par leur mode de division hétérotypique ; 2° par l'indépendance de

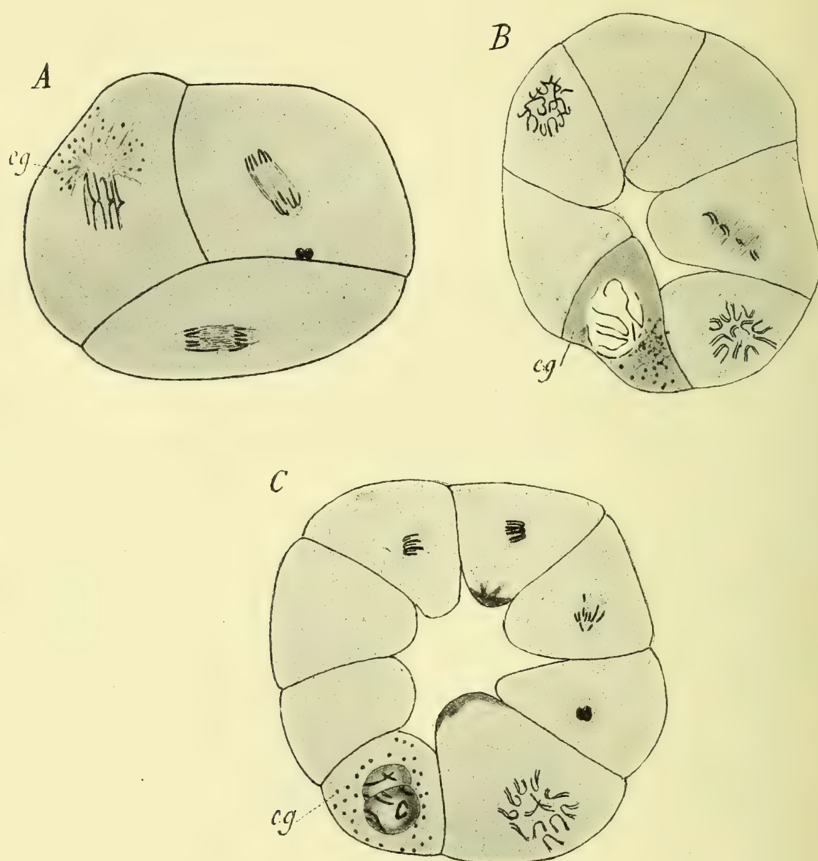


Fig. 654. — *Démonstration de la lignée germinale chez le* Cyclops brevicornis Claus.

A, phase IV-VIII blastomères. — *cg*, cellule à grains (ectosomes) rejetés à un pôle de la figure de division ; celle-ci suit le mode hétérotypique. — B, phase XVI-XXXII blastomères. — *cg*. cellule à grains qui apparaissent dès le stade spirème. Les autres cellules se trouvent déjà au stade de plaque équatoriale. — C, même phase du développement. — *cg*, cellule à grains dans laquelle on distingue l'indépendance entre les noyaux d'origine paternelle et maternelle. D'après Hæcker.

la substance nucléaire paternelle et maternelle ; 3° par l'apparition de granulations intracytoplasmiques (ectosomes) ; 4° par un retard progressif dans la rapidité de leurs divisions. Les deux premières particularités sont communes aux ascendants des cellules sexuelles et aux autres blastomères pendant les premiers stades de la segmentation.

On remarque l'existence des cytodiérèses hétérotypiques dans tous les blastomères jusqu'à la segmentation du quatrième degré ontogénétique. Puis, la division homœotypique s'établit progressivement dans toutes les

cellules du germe, sauf dans les mitoses de la cellule progerminatives, où le mode hétérotypique se retrouve avec sa manière d'être essentielle. — De même, l'indépendance entre les substances nucléaires paternelle et maternelle disparaît dans les cellules somatiques au stade de la formation des feuillets, mais persiste dans les ascendants des cellules sexuelles (fig. 655 et 656).

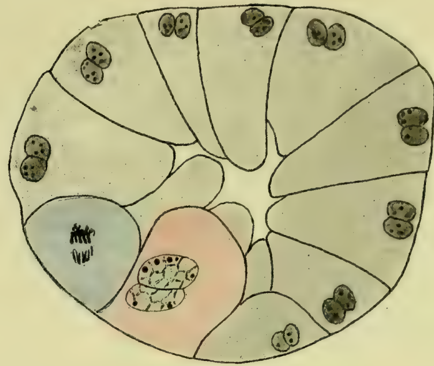


Fig. 655. — *Cyclops brevicornis* Claus.
En bleu, la cellule entodermique primaire ; en rouge, la cellule-souche des cellules génitales. D'après Hæcker.

Une autre particularité de ces derniers éléments consiste dans l'apparition de granulations extranucléaires ou *ectosomes*. — Ceux-ci montrent, comme le nucléole, une affinité spéciale pour les substances colorantes rouges (carmin et couleurs d'aniline), tandis que les chromosomes s'emparent plus volontiers des substances colorantes bleues. Ces grains arrondis sont relégués à un pôle des figures cytodiérétiques et disparaissent pendant la période de repos cellulaire. Enfin, les ascendants des cellules sexuelles peuvent être encore distingués des éléments somatiques voisins par un ralentissement considérable dans la succession de leurs divisions cytodiérétiques. Au stade de vingt-six à trente-deux cellules, les cellules à grains sont encore au nombre de deux. L'un de ces éléments représente la cellule entodermique primordiale ; l'autre montre, à un certain moment, deux mitoses successives. L'un des descendants de la première mitose est la cellule sexuelle primordiale primaire ; elle se divise aussitôt et donne les deux cellules sexuelles primordiales définitives (fig. 656).

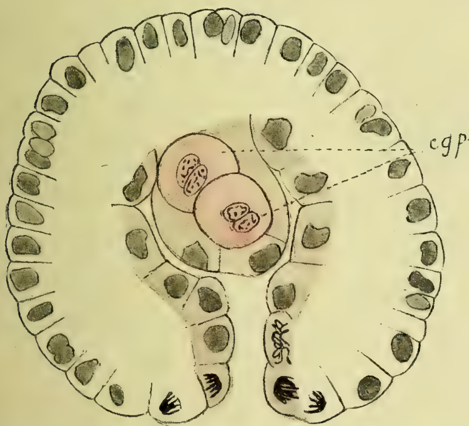


Fig. 656.— *Cyclops brevicornis* Claus. Gastrula.
cgp, cellules génitales primordiales définitives. D'après Hæcker.

Au cours de cette division, on constate toujours l'existence de granulations extranucléaires dans le cytoplasme. Si l'on admet que ces granulations proviennent de la substance nucléaire et si cette dernière représente le produit d'un métabolisme nucléaire spécial, on est bien près de conclure que la substance chromatique des cellules considérées possède d'autres qualités que celle des autres noyaux. *Dans ce cas aussi, il est possible de faire allusion*

au nucléoplasme spécial des cellules de la lignée sexuelle et à la continuité du plasma germinatif ancestral (fig. 654, 655, 656).

Ces faits remarquables ne sont pas isolés dans la science biologique. On retrouve chez les Ostracodes des faits analogues à ceux que Hæcker a décrits chez le Cyclops (Woltereck). De même, chez certains Cyclops, les chromatines paternelle et maternelle sont indépendantes dans les premières cellules de segmentation ; cette indépendance cesse plus tard d'exister, et se retrouve finalement dans les deux cellules progerminatives. Les cellules germinatives paraissent ainsi se différencier des éléments somatiques, en ce qu'elles conservent en elles ou reproduisent les caractères de non-différenciation des cellules embryonnaires (Rückert). Chez *Ascaris rubriconda*, *A. labiata*, on a fait des observations comparables à celles de Boveri (Meyer). Il existe également une expulsion de chromatine dans les cellules somatiques primordiales chez l'*Ascaris lumbricoïdes*. Cette chromatine se détache sans doute des extrémités des chromosomes pendant la mitose, se trouve expulsée dans le cytoplasme et ne rentre pas dans le noyau au moment de sa reconstitution. Les deux cellules sexuelles primordiales se distinguent des éléments somatiques par la taille de leur noyau et par la richesse en chromatine de ces derniers (Bonnevie) (fig. 657). Chez le Poisson Téléostéen *Cymatogaster*, 9 à 32 cellules se différencient par leurs dimensions des autres blastomères du germe, vers la cinquième segmentation ontogénétique ; elles sont agglomérées dans la région génitale future. Leur nombre n'augmente pas pendant une longue période de l'ontogenèse ; elles se divisent seulement quand l'embryon a atteint une longueur de 8 millimètres et donnent alors naissance aux cellules progerminatives (Eigenmann). Chez le *Sagitta*, on peut poursuivre la généalogie des cellules progerminatives jusque dans deux cellules volumineuses qui se trouvent au sommet de l'anchentéron (O. Hertwig) ; chez la Salamandre, enfin, les ascendants des cellules germinatives sont caractérisés par un nombre de chromosomes égal à la moitié de celui qui caractérise les cellules somatiques (Vom Rath).

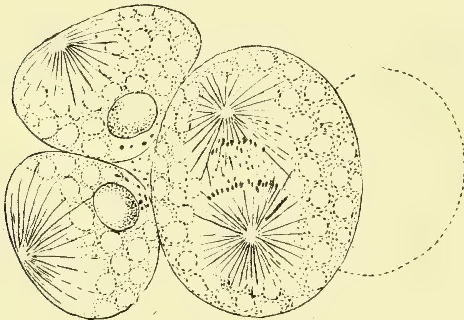


Fig. 657. — *Ascaris lumbricoïdes.*
Stade à 5 blastomères. Granules chromatiques *de diminution* dans les 3 blastomères représentés dans ce dessin. La 5ᵉ cellule n'est pas représentée. D'après Bonnevie.

On n'est évidemment pas autorisé à généraliser les faits précédents et à leur accorder une valeur absolue ; mais nous pouvons, au moins provisoirement, établir une distinction fondamentale et précoce entre les éléments constitutifs de la lignée germinale et ceux de la lignée somatique. Si nous considérons, avec de Vries, l'individu comme l'arbre généalogique de ses éléments cellulaires et nous le représentons comme un vaste système dichotomique reposant sur sa pointe, il nous faut, dans ce système, distinguer deux ordres de ramifications qui ne se confondent pas l'une avec l'autre :

l'une de ces ramifications constitue la *lignée germinale* (*Keimbahn*); l'autre constitue la *lignée somatique* (*Somatichebahn*). La première aboutit aux éléments reproducteurs de l'organisme adulte (spermatozoïdes, ovules, grains de pollen); la seconde aboutit à tous les autres éléments du soma. Non seulement les cellules constitutives de ces deux lignées sont distinctes, *mais la lignée germinale ne peut jamais se greffer sur la lignée somatique;* c'est ce qu'exige en effet la théorie sur la continuité du plasma germinatif et ce que paraissent vérifier, dans une certaine mesure, les observations sus-mentionnées. Mais cette manière de voir est en désaccord avec beaucoup d'observations essentielles; nous allons constater que, dans certains cas, la lignée germinale peut se greffer sur la lignée somatique à toutes les phases de l'ontogenèse et même sur des éléments somatiques complètement différenciés et adultes. Nous trouverons quelques exemples de ces faits chez les Métazoaires inférieurs, et aussi dans l'étude du développement des éléments sexuels chez certains Métazoaires supérieurs.

Article 3. — FAITS CONTRADICTOIRES DE L'EXISTENCE D'UNE LIGNÉE GERMINALE DISTINCTE DE LA LIGNÉE SOMATIQUE

Les observations les plus frappantes et les plus contradictoires à la thèse de la continuité du plasma germinatif ont été faites, avec une grande évidence, chez les Métaphytes. On sait, en effet qu'une feuille de Saule ou une feuille de Bégonia, plantée en terre humide, peut reproduire la plante entière avec tous ses éléments tissulaires et reproducteurs. La blessure du cambium, chez beaucoup de végétaux, détermine souvent la formation d'un bourgeon. Les galles de certaines plantes (*Salix purpurea*), semées en terre humide, émettent des racines qui présentent une structure identique à celle des racines normales et qui peuvent, à leur tour, former des bourgeons adventifs susceptibles de reproduire la plante entière. Si l'on réduit en menus fragments une Mousse de l'espèce *Funaria hygrometrica* et

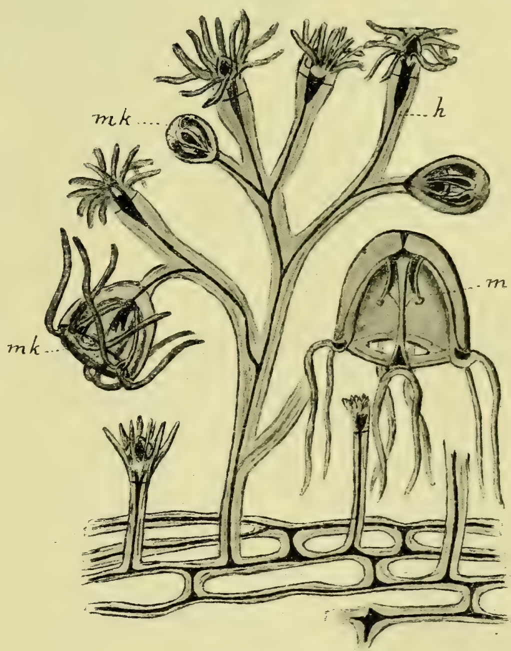


Fig. 658. — *Bougainvillea ramosa.*

m, méduse de *Margelis ramosa* libre. — *h*, hydranthes qui donnent naissance aux bourgeons médusoïdes *mk*. D'après Lang.

qu'on les sème en terre humide, chaque fragment régénère une Mousse complète. Il en est de même chez les Métazoaires inférieurs. Des fragments d'Hydraires peuvent réédifier chacun un organisme complet. Les Cœlentérés, un grand nombre de Vers et de Tuniciers nous fournissent des résultats analogues. Chez *Bougainvillea ramosa*, par exemple, non seulement les branches latérales du polype hydroïde, mais aussi des stolons peuvent donner naissance à de nouveaux individus (fig. 658). Enfin, les innombrables phénomènes de régénération d'organes perdus aux dépens de cellules adultes spécialisées

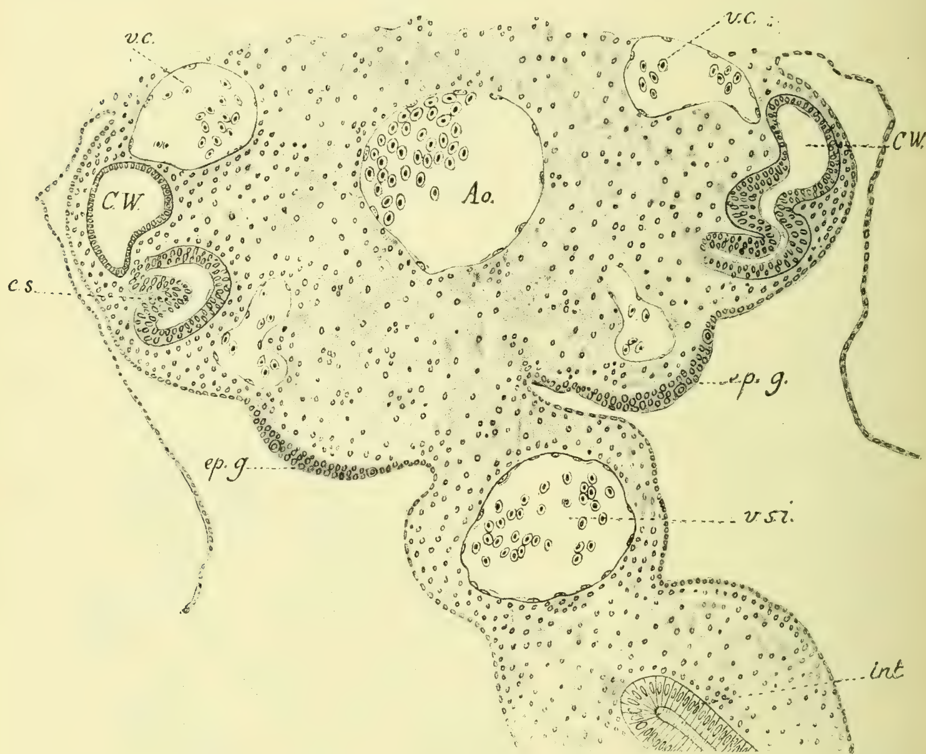


Fig. 659. — *Coupe transversale d'un embryon de Poulet après 4 jours d'incubation passant au niveau du corps de Wolff et de l'épithélium germinatif.*

int, intestin. — *vsi*, veine sus-intestinale. — *epg*, épithélium germinatif. — *c*W, canal de Wolff. — *cs*, canalicule segmentaire. — *ao*, aorte. — *vc*, veine cardinale. × 80.

montrent que des caractères latents de toute nature peuvent persister dans les cellules et que la spécificité cellulaire peut n'être pas aussi définitive qu'on serait tenté de le supposer.

Tous ces faits et d'autres analogues ont permis à de Vries cette conclusion contre la théorie de Weismann sur la continuité du plasma germinatif : *Toutes les cellules, ou du moins la plupart des cellules du corps d'un végétal renferment, à l'état latent, tous les caractères héréditaires de l'espèce. On peut en dire autant des animaux inférieurs.*

Les dernières recherches sur le développement de l'ébauche génitale, chez les Vertébrés, paraissent également favorables à la genèse possible des éléments sexuels aux dépens de cellules déjà différenciées en tant

qu'éléments somatiques. Les observations de Prenant que nous allons résumer ci-dessous semblent le démontrer.

Chez les Vertébrés supérieurs, le premier rudiment génital, bien connu des embryologistes, consiste dans un épaississement localisé de l'épithélium cœlomique, situé à droite et à gauche du pédicule mésentérique, au-devant du corps de Wolff. C'est l'*épithélium germinatif* (fig. 659). Celui-ci est constitué par de petites cellules serrées les unes contre les autres et par de grandes cellules claires à protoplasma volumineux : ce sont les *petites* et les *grandes cellules germinatives* (fig. 660). D'autre part, des cordons cel-



Fig. 660. — *Embryon de Poulet du 4e jour.*

Épithélium germinatif fortement grossi ; on y distingue de petites cellules germinatives (*pcg*) et de grandes cellules germinatives ou ovules primordiaux (*gcg*). Au-dessous de l'épithélium germinatif se trouve le tissu mésenchymateux (*més*) dans lequel on aperçoit une lumière vasculaire contenant des globules rouges. × 1.200.

lulaires anastomosés se différencient ensuite dans le tissu mésenchymateux situé entre la face profonde de l'épithélium germinatif et les canalicules segmentaires du corps de Wolff. Ce sont les *cordons sexuels* constitués également de petites et de grandes cellules germinatives. Schmiegelow et Prenant se sont attachés à rechercher la genèse de ces cordons sexuels. Prenant a montré qu'il n'existe jamais de connexion indiscutable entre ces formations et l'épithélium germinatif ; aussi admet-il que les cellules sexuelles qui les constituent se différencient sur place *aux dépens des cellules du stroma mésenchymateux.*

De même, M. Bouin admet que le nombre des cellules sexuelles primordiales contenues dans l'ébauche génitale impaire et médiane chez *Rana temporaria*, augmente considérablement par la transformation progressive des cellules péritonéales qui recouvrent cette ébauche et des cellules mésenchymateuses qui se trouvent dans son voisinage, surtout dans l'espace compris entre les veines cardinales. Éléments péritonéaux et éléments mésenchymateux se remplissent peu à peu de plaquettes vitellines et de-

viennent semblables aux cellules sexuelles primordiales constituées antérieurement (fig. 661).

Il semble, d'après ces recherches, que des éléments non spécifiques sont susceptibles de se transformer en éléments sexuels à la seule condition de se rencontrer au niveau du territoire embryonnaire où se réalise l'ontogenèse de la glande génitale. L'hypothèse de la continuité du plasma germinatif ne paraît donc pas applicable à ce dernier groupe de faits; ceux-ci cadrent au contraire avec la théorie des auteurs qui, comme DRIESCH, LOEB, etc., admettent l'indifférenciation primitive des cellules embryonnaires jusqu'à un stade avancé de l'ontogenèse ; leur différenciation serait un phénomène secondaire dû aux conditions locales et ambiantes.

Quoi qu'il en soit, à côté de ces faits contradictoires, il existe des faits qui paraissent favorables à l'hypothèse d'une continuité du plasma germinatif et à l'existence d'une distinction absolue entre les cellules constitutives de la lignée germinale et celles de la lignée somatique. Il est difficile de se prononcer sur leur valeur comparative et sur les déductions théoriques qu'en ont tirées les auteurs. Si l'on admet la notion d'un plasma germinatif, peut-être tous ces faits non concordants sont-ils réductibles à une question de partage du plasma germinatif dans les cellules embryonnaires. Il peut rester mélangé au plasma somatique (ovogène de WEISMANN) chez certains Pluricellulaires et en particulier les Métazoaires inférieurs ; il peut s'en séparer de plus en plus, jusqu'à en être tout à fait distinct chez d'autres. On conçoit ainsi l'indépendance réelle qui existe dans certains cas entre la lignée germinale et la lignée somatique. Mais la notion du plasma germinatif est tout hypothétique, et les faits précédemment cités ne fournissent qu'une présomption en sa faveur. Dans tous les cas, nous nous heurtons ici, comme dans beaucoup de domaines biologiques, à une contradiction manifeste, et il nous faut attendre les résultats d'une enquête scientifique plus étendue pour en comprendre la signification.



FIG. 661. — *Ébauche génitale primordiale de* Rana temporaria *au stade impair et médian.*

sp, cellules sexuelles primordiales. Celles-ci sont de tailles très différentes. Les unes sont très volumineuses et renferment un grand nombre de plaquettes vitellines; les autres sont de dimensions très restreintes et n'en renferment qu'un petit nombre. En arrière de l'ébauche génitale, entre les deux veines cardinales, on aperçoit des cellules mésenchymateuses (*mes*) qui paraissent se remplir de plaquettes vitellines. — *cp*, cellules péritonéales qui montrent le même processus. — *M*, mésentère. D'après M. BOUIN. × 425.

CHAPITRE III

Glande sexuelle indifférente et détermination du sexe. Préspermatogenèse et spermatogénèse.

Article premier. — GLANDE SEXUELLE INDIFFÉRENTE ET DÉTERMINATION DU SEXE

Une fois définitivement formées, les cellules progerminatives se multiplient et donnent naissance à un groupe d'éléments qui ne présentent aucune trace appréciable au microscope d'une détermination, soit dans le sens mâle, soit dans le sens femelle. Ce groupe d'éléments constitue un organe peu volumineux, l'*ébauche génitale primordiale.* A une période plus avancée de l'ontogenèse se manifeste le déterminisme cytosexuel qui va orienter les éléments génitaux, soit vers le type de la cellule-mère de la lignée spermatogénétique ou *spermatogonie*, soit vers le type de la cellule-mère de la lignée ovogénétique ou *ovogonie.* Le sexe de la glande est précisé à ce moment, et bientôt elle va entrer dans les multiples transformations qui l'amèneront progressivement à l'état adulte.

Il est un certain nombre de cas, cependant, où les cellules de l'ébauche génitale indifférente se transforment les unes en éléments femelles, les autres en éléments mâles. Dans ces conditions, la glande génitale est dite *hermaphrodite* (fig. 662). Ce caractère se rencontre normalement chez un grand nombre d'animaux (Gastéropodes pulmonés). Mais cette structure de la glande génitale constitue une exception, et la détermination sexuelle vers le type mâle ou vers le type femelle est la règle chez la grande majorité des animaux.

Le problème de la détermination du sexe est l'un des plus obscurs parmi ceux que se pose la biologie. Pour quelles causes un organisme évoluera-t-il vers les caractères du mâle ou vers ceux de la femelle ? Pour quelles raisons les cellules de son ébauche génitale indifférente s'orienteront-elles vers le type ovogonie ou vers le type spermatogonie? Le déterminisme général du sexe et le déterminisme cytosexuel procèdent évidemment des mêmes causes, et les recherches actuelles ne paraissent pas susceptibles de dissocier ces deux facteurs ontogénétiques et de préciser celui qui réagit sur l'autre. Ce sont ces causes générales que les auteurs se sont

efforcés d'élucider à la suite d'un grand nombre de recherches et d'expériences ; leurs résultats peuvent être synthétisés dans les propositions suivantes, en prenant pour base de cette classification l'époque même de la détermination.

Le sexe est déterminé : 1° avant la fécondation ;

2° Par la fécondation ;

3° Au cours de la vie de l'embryon.

A. **Avant la fécondation.** — Le sexe peut être déterminé *avant la fécondation ;* mais la preuve de ce fait n'a pu être obtenue que par l'étude

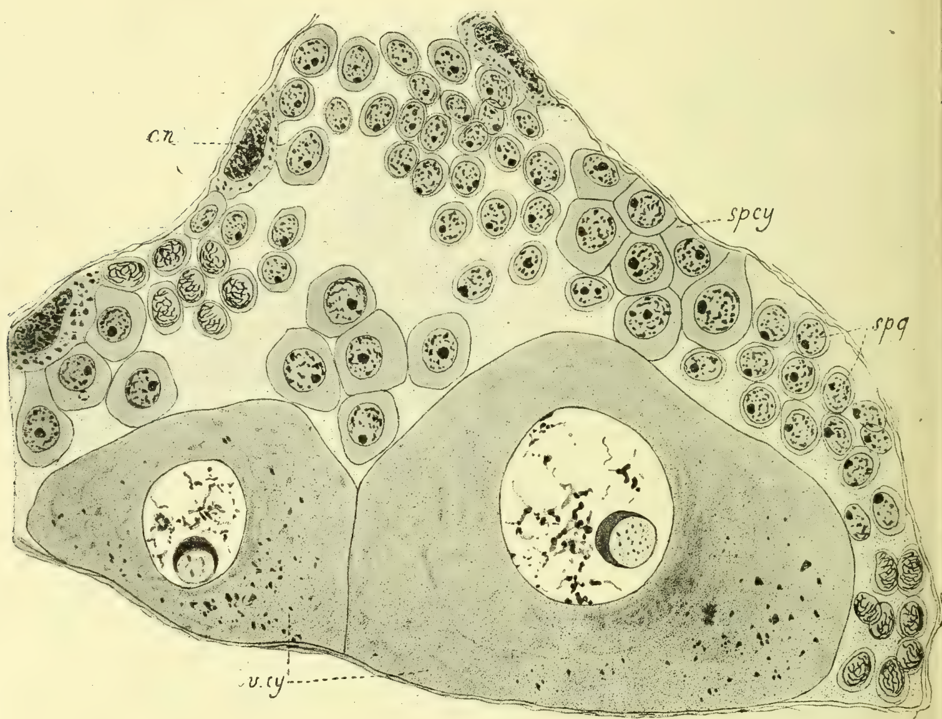


Fig. 662. — *Glande génitale hermaphrodite* d'Helix pomatia.
ovcy, ovocytes en voie d'accroissement. — *spg*, spermatogonies. — *spcy*, spermatocytes de premier ordre. — *cn*, cellules nourricières. × 750.

des formes parthénogénétiques. Chez le *Phylloxera*, par exemple, la génération ailée produit deux sortes d'œufs; les uns, très volumineux et pourvus d'une grande quantité de matériel nutritif, donnent des femelles; les autres, plus petits, produisent des mâles. On rencontre beaucoup de cas semblables. Les curieuses expériences réalisées sur l'*Hydatina senta* paraissent avoir jeté quelque lumière sur les conditions susceptibles d'agir sur l'œuf pour déterminer le sexe du produit. Il existe trois sortes de femelles chez l'*Hydatina* : les unes pondent des œufs parthénogénétiques dont le développement fournira des mâles ; les autres pondent des œufs parthénogénétiques qui évolueront dans le sens femelle ; les dernières, pondent des œufs qui, une fois fécondés, produiront des femelles.

Maupas a cherché à déterminer sous quelles influences se constituent ces états successifs des pondeuses; il conclut de ses expériences que la température joue un rôle prépondérant. Les Hydatines vivant à la température de son laboratoire donnent une faible quantité de pondeuses de femelles et une majorité de pondeuses de mâles; placées dans un appareil réfrigérant, elles donnent, au contraire, une majorité de pondeuses de femelles et très peu de pondeuses de mâles. L'état de pondeuse de femelles ou de mâles se constitue donc au moment où l'œuf se différencie dans l'ovaire; à partir de ce moment, il se fixe d'une façon définitive. Ces expériences ont été reprises par Nussbaum. Pour cet auteur, les facteurs en jeu sont autres que la température; l'abaissement de celle-ci détermine l'arrêt de la pullulation des Infusoires et affame les Hydatines, tandis que son élévation produit un résultat inverse; la nutrition serait donc le facteur important. Mais quel que soit ce facteur, il n'en est pas moins vrai que la détermination du sexe a lieu dans l'ovaire et bien avant la fécondation.

Les observations de Korschelt sur *Dinophilus apatris* concluent dans le même sens. Tous les œufs sont fécondés dans cette espèce, mais ces œufs sont de dimensions variables; les plus volumineux donnent naissance à des femelles, les plus petits à des mâles.

B. **Par la fécondation**. — La fécondation paraît jouer un rôle pour la détermination du sexe dans un grand nombre de cas. Si l'on empêche la fécondation chez une jeune reine d'Abeilles dont on coupe les ailes et dont on supprime ainsi le vol nuptial, tous les œufs pondus par cette reine vierge donnent des mâles. Ils donnent des mâles et des femelles après la fécondation (Dzierzon). D'autre part, Petrumkewisch, en examinant à l'aide de très forts grossissements les œufs pondus dans les cellules à ouvrières et ceux pondus dans les cellules à bourdons, a remarqué que ces derniers ne renferment jamais, et que les premiers renferment toujours un noyau spermatique. Par conséquent, chez les Abeilles, l'œuf non fécondé donne toujours un mâle. Chez les Pucerons, Daphnies, Artémies, etc., au contraire, l'œuf non fécondé donne naissance à des femelles dans la plupart des cas. Chez certains Rotifères, comme chez les Abeilles, la reproduction parthénogénétique donne toujours un produit mâle. La fécondation, dans certains cas, joue donc un rôle évident dans le déterminisme du sexe, mais l'étude des conditions dans lesquelles ces résultats sont obtenus ne permet d'établir à ce point de vue aucune loi générale.

C. **Au cours de la vie de l'embryon**. — Beaucoup d'auteurs ont émis l'opinion que la nourriture joue un rôle considérable dans la détermination du sexe chez l'embryon. Des Chenilles de Papillons (*Vanessa urticæ* L.) se développent surtout dans le sens mâle quand elles sont mal nourries, et dans le sens femelle quand elles ont reçu une nourriture abondante (Landois, Treat). On a obtenu les mêmes résultats chez les Chenilles d'un grand nombre d'espèces (Gentry), chez la Guêpe *Nematus ventricosus* dont les œufs engendrent une plus grande proportion de femelles quand la nourriture est abondante (Siebold), chez les Têtards de Grenouille largement pourvus d'aliments plus nutritifs que ceux qu'ils rencontrent dans les conditions normales (Born, Yung): on peut ainsi obtenir 78 à 80 p. 100 de femelles.

Dans leur ensemble, ces observations paraissent constituer un faisceau de faits concordants ; mais il y a lieu de se demander si les naturalistes ont toujours expérimenté dans des conditions suffisamment rigoureuses. Pour ce qui concerne les observations faites sur les Têtards, les résultats de Born et de Yung ont été contredits par certains auteurs (Pflüger), et Cuénot, à la suite de ses recherches sur le même sujet, conclut que la nourriture n'est pas la condition absolue du déterminisme du sexe. D'ailleurs, M. Bouin a montré que les glandes génitales des Têtards de Grenouille

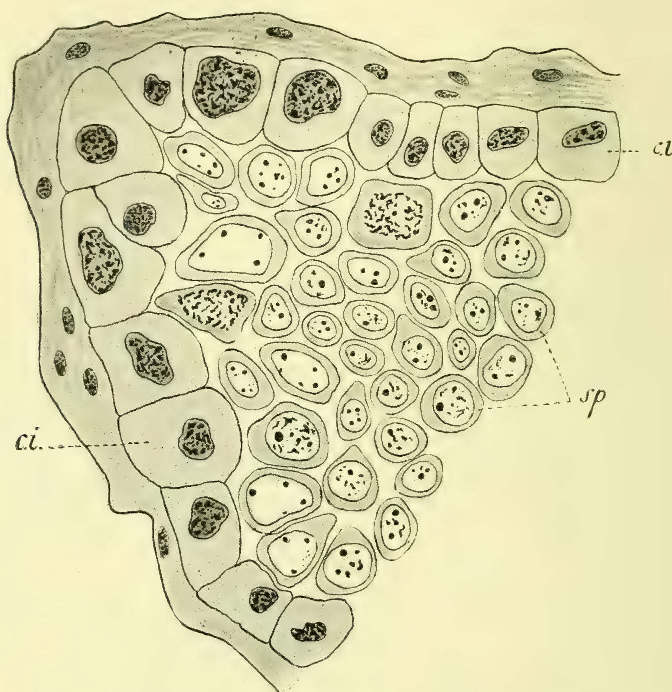


Fig. 663. — *Fond d'un cul-de-sac de la glande hermaphrodite d'un jeune* Helix *mesurant 20 millimètres de diamètre.*

sp, spermatogonies. — *ci*, cellules épithéliales indifférentes dessinant une rangée régulière sur la face interne de la paroi conjonctive. Parmi les spermatogonies, on distingue encore quelques cellules progerminatives mâles n'ayant pas encore subi la division cytodiérétique qui doit donner naissance aux spermatogonies. × 500. D'après P. Ancel.

étaient déjà sexuellement différenciées au moment où la plupart des auteurs ont commencé leurs expériences.

Les résultats de Cuénot sur les Diptères et les Lépidoptères concluent dans le même sens. « Dans tous les élevages, dit-il, malgré les changements profonds dans les conditions de la vie larvaire, on obtient toujours des mâles et des femelles en quantité sensiblement égale. » Aussi admet-il que le sexe est *irrévocablement déterminé lorsque les jeunes larves sortent de l'œuf.*

D. **Déterminisme cytosexuel chez les animaux hermaphrodites.** — Tous les facteurs possibles de la détermination du sexe ont été analysés et étudiés sur des individus à sexes séparés; mais il est une catégorie d'animaux à

propos desquels il devient impossible d'invoquer l'action des influences extérieures pour l'orientation cytosexuelle des éléments reproducteurs, puisque leurs glandes génitales renferment à la fois des cellules mâles et des cellules femelles. Il s'agit ici des *animaux hermaphrodites*. Quelles sont donc les conditions qui, dans une même ébauche génitale dont les éléments paraissent indifférents, vont déterminer certaines cellules dans le sens mâle et les autres dans le sens femelle? P. Ancel s'est livré à cette étude intéres-

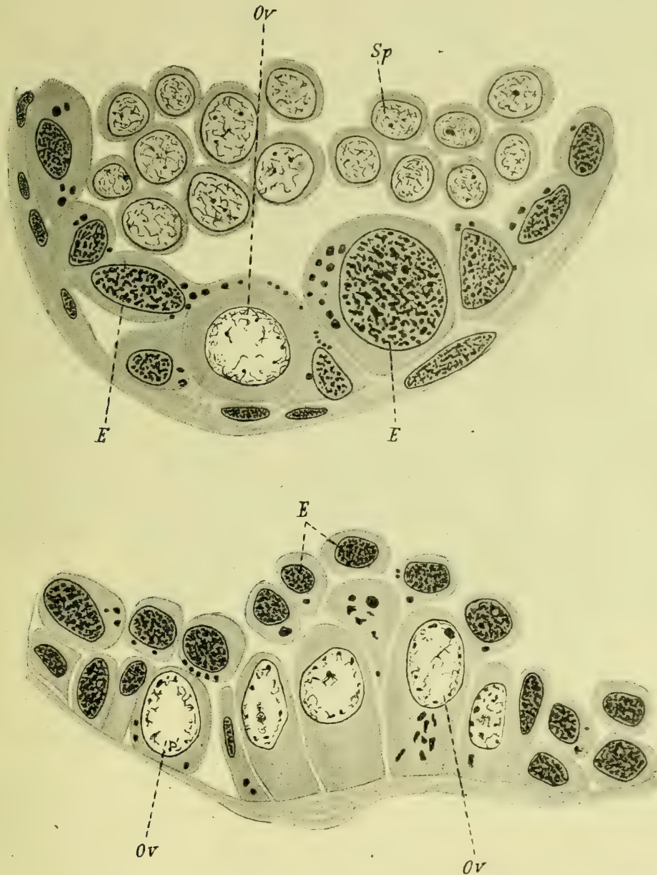


Fig. 634.

La figure supérieure représente la transformation des cellules épithéliales indifférentes en cellules nourricières. Dans la lumière du cul-de-sac, on voit des spermatogonies (*sp*). — Contre la face interne de la paroi se trouve une rangée de cellules nourricières (E). — En dedans de celles-ci se trouve un jeune ovocyte (*ov*). Au voisinage de l'ovocyte, les cellules nourricières deviennent très volumineuses. × 1.000.

La figure inférieure présente un groupe d'ovocytes (*ov*) appliqués contre la paroi du cul-de-sac. Au-dessus d'eux on trouve une rangée de cellules nourricières (E). En dedans de celles-ci existent des spermatogonies qui n'ont pas été représentées sur le dessin. × 1.000. D'après P. Ancel.

sante en prenant pour sujet de recherches l'ontogenèse de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. L'ébauche génitale d'*Helix* est constituée tout d'abord par des cellules indifférentes ; puis, à un moment donné, elles s'orientent successivement vers trois types morphologiques spécifiques.

Les unes se transforment en cellules mâles, les autres en cellules femelles, les troisièmes en cellules nourricières. Mais ces transformations suivent une évolution régulière et particulièrement lumineuse pour l'étude des conditions qui président au déterminisme cytosexuel des gamètes. Les éléments morphologiquement caractérisés en tant que mâles se différencient les premiers (fig. 663); puis se réalise la différenciation des cellules nourricières ; enfin, les cellules encore indifférentes après l'apparition des cellules nourricières prennent rapidement les caractères femelles (fig. 664). Les



Fig. 665. — *Testicule* d'Astacus fluviatilis.

Ovocytes développés dans les ampoules séminifères. *ampt*, ampoule testiculaire dans laquelle on remarque un volumineux ovocyte et quelques spermatocytes rejetés à gauche de ce dernier Tout autour de l'ovocyte les cellules nourricières figurent un véritable épithélium folliculaire (*ef*). — A droite et au-dessus de cette ampoule testiculaire se trouvent deux autres ampoules remplies de spermatocytes de premier ordre (*sp*) dont le noyau est au stade spirème et de cellules nourricières (*cn*). × 500.

recherches ultérieures de l'auteur chez *Limax maximus* ont confirmé ces premiers résultats. Il est donc vraisemblable que l'apparition des cellules nourricières crée dans la jeune ébauche des conditions particulières, conditions de nutrition sans doute, puisque ces cellules fabriquent du matériel nutritif aussitôt après leur genèse. Tout se passe donc comme si le déterminisme cytosexuel était régi par des conditions nutritives spéciales, qui existent dans la glande même et qui ne peuvent subir l'action des influences extérieures. Etendant ces résultats sous forme d'hypothèse à la série animale, Ancel suppose que, chez les mâles, les cellules sexuelles se différencient avant les cellules nourricières, et que, chez les femelles, il se produit un phénomène inverse.

La théorie d'Ancel permet de comprendre facilement les nombreux cas d'hermaphroditisme accidentel. On rencontre souvent, dans une glande sexuellement différenciée, des éléments qui offrent les caractères cytologiques de l'autre sexe; le plus habituellement, ce sont des ovocytes qui ébauchent une évolution avortée dans des ampoules ou des tubes séminifères. De tels cas ont été signalés fréquemment chez les Vertébrés inférieurs, mais on les rencontre aussi chez les Invertébrés (fig. 665). Un exemple remarquable d'un tel hermaphroditisme s'observe chez le Crapaud commun; celui-ci présente, juxtaposé au testicule, un ovaire nettement caractérisé et désigné sous le nom d'organe de Bidder (figure 666). Dans ce cas, comme dans les précédents, il est possible d'admettre que certaines cellules de l'ébauche génitale n'ont pas suivi les autres dans leur transformation en spermatogonies et en cellules nourricières, sont demeurées indifférentes, puis ont évolué dans le sens femelle après que l'apparition des cellules nourricières les a mises dans les conditions suffisantes pour ébaucher cette différenciation.

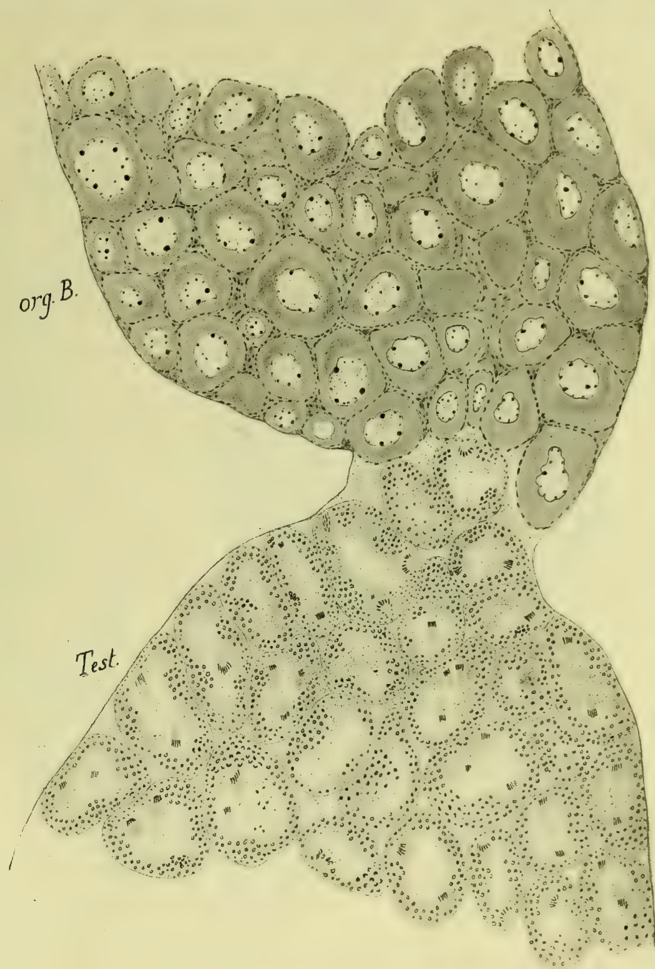


Fig. 666. — *Coupe longitudinale de la glande génitale mâle chez le* Bufo vulgaris.

Org. B., organe de Bidder, dont une partie seulement est représentée. Il est constitué par de jeunes ovocytes. — *Test*, testicule pendant a période spermatogénétique. L'organe de Bidder et le testicule sont réunis par une région amincie au niveau de laquelle les deux formations prennent contact sans se confondre. D'après une préparation de M. Bouin. × 120.

Ancel conclut de ses recherches, que la « *cellule sexuelle primitivement indifférente s'oriente dans le sens mâle ou dans le sens femelle suivant les conditions qu'elle rencontre dans la glande génitale au moment de son appa-*

rition. La présence d'un matériel nutritif spécial élaboré par les éléments nourriciers la détermine dans le sens femelle; son absence, dans le sens mâle. »

Article 2. — PRÉSPERMATOGENÈSE

Une fois sexuellement déterminée, la glande génitale subit toute une série de transformations qui l'amènent progressivement à l'état adulte, c'est-à-dire à l'établissement de la spermatogenèse et de l'ovogenèse proprement dites. Nous nous occuperons exclusivement dans ce chapitre de l'évolution des glandes génitales dans le sens mâle et de la spermatogenèse.

L'histogenèse des éléments sexuels ne présente aucune difficulté d'interprétation chez les Métazoaires inférieurs, où les glandes génitales embryonnaires et adultes sont constituées par une seule sorte de cellules : ces éléments proviennent des multiplications successives des cellules progerminatives. Le problème devient plus complexe et plus discuté chez les animaux dont les glandes génitales renferment deux variétés cellulaires et en particulier chez les Vertébrés, où cette question a fait l'objet d'un grand nombre de recherches. Le début de l'évolution dans le sens mâle, chez les Vertébrés, consiste dans le bouleversement de l'ébauche génitale par le tissu mésenchymateux qui enferme les éléments sexuels dans des formations tubulaires appelées *canalicules séminifères.* Ceux-ci contiennent les mêmes cellules que l'ébauche génitale indifférente, c'est-à-dire de grandes cellules germinatives ou ovules mâles, et de petites cellules germinatives ou cellules folliculeuses (fig. 667).

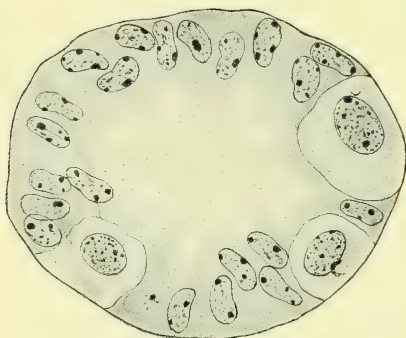


Fig. 667.— *Coupe transversale d'un canalicule séminifère d'embryon de Cobaye.*

On y constate trois grandes cellules constituées par un noyau volumineux et un cytoplasme abondant nettement délimité par une membrane. Ce sont des *ovules mâles* ou *grandes cellules germinatives.* On y constate aussi un grand nombre de noyaux semés dans une masse plasmatique indivise. Ce sont les noyaux des *cellules folliculeuses* ou *petites cellules germinatives.* × 1.000.

Cette disposition, établie très tôt au cours de l'ontogenèse, persiste fort longtemps sans offrir de changements appréciables. On constate seulement un grand nombre de divisions cellulaires. Puis, à un moment donné de l'évolution, l'ébauche génitale présente tout d'un coup une série de transformations qui vont modifier les éléments indifférents en éléments sexuellement différenciés. L'aspect du tube séminifère jeune se modifie à partir de cette période. On y constate l'existence de deux sortes d'éléments. Les uns représentent de petites cellules appliquées contre la membrane d'enveloppe, munies d'un protoplasme peu abondant et d'un noyau volumineux. Ce sont les *cellules-mères* des futures lignées sexuelles

ou *spermatogonies* (La Vallette Saint-George). — Les autres sont constituées par des noyaux semés dans un protoplasme indivis, formés par une membrane nucléaire nette et munis d'un nucléole central dont la structure est caractéristique (voir page 139). Ce sont les noyaux des *cellules nourricières*, encore appelées *cellules de soutien*, *cellules pédieuses* ou



Fig. 668. — *Coupe transversale d'un canalicule séminifère de Cobaye âgé de 35 jours.*

Période de transformation des éléments sexuels indifférents en éléments sexuellement différenciés. Dans ce canalicule on observe encore un grand nombre de petites cellules germinatives (*pcg*). — On y observe en outre des spermatogonies entourées d'une faible quantité de protoplasma limité par une membrane nette (*spg*) ; — un certain nombre de ces spermatogonies sont en voie de multiplication cytodiérétique ; — des noyaux de cellules nourricières avec leur nucléole central caractéristique (*cn*) ; et enfin des spermatocytes édifiés aux dépens des spermatogonies qui ont augmenté de volume (*spcy*). × 1.000.

cellules de Sertoli chez les Mammifères (fig. 668). La question est de savoir quels sont les liens génétiques qui relient ces deux sortes d'éléments (spermatogonies et cellules nourricières) avec les deux sortes d'éléments des tubes séminifères embryonnaires (grandes et petites cellules germinatives).

Le doute n'est pas possible pour ce qui concerne les noyaux de Sertoli; il est facile de constater leur formation aux dépens des noyaux des petites cellules germinatives dont les nucléoles se fusionnent progressive-

ment les uns avec les autres et donnent naissance à l'appareil nucléolaire, dont nous connaissons la structure. Mais, comme nous l'avons fait pressentir ci-dessus, le problème est plus complexe et plus discuté au sujet de l'origine des spermatogonies. Niessing, La Vallette Saint-George, Benda, Hermann, etc., admettent que ces éléments proviennent par division des grandes cellules germinatives. C'est là une opinion conforme à ce que l'on sait sur l'origine des cellules-mères chez les Métazoaires inférieurs.

Cependant, Mathias Duval, A. Prenant, P. Bouin ont montré qu'au début de la préspermatogenèse les grandes cellules germinatives disparaissent à la suite de processus de dégénérescence variés; ces phénomènes ne semblent pas conciliables avec la possibilité de leur transformation en spermatogonies. Celles-ci se constituent aux dépens des petites cellules germinatives qui se différencient simultanément, les unes en cellules de Sertoli, les autres en spermatogonies. A partir de ce moment, les tubes séminifères vont se rapprocher peu à peu de la structure qu'ils auront à l'état adulte à la suite des multiplications et transformations successives des cellules-mères de la lignée sexuelle. Celles-ci gagnent peu à peu une forme cellulaire de plus et franchissent « un à un les échelons qui les conduiront à l'état adulte » (A. Prenant); mais les produits de ces premiers essais de différenciation restent stériles pour la plupart et dégénèrent presque aussitôt après leur formation. Toute cette période d'essais et de tâtonnements a été désignée par A. Prenant sous le nom de *préspermatogenèse*. Elle dure pendant toute la période du développement du testicule comprise entre la naissance et la maturité sexuelle. Une fois cette maturité établie, nous avons affaire à la spermatogenèse proprement dite, dont nous allons étudier rapidement les particularités essentielles.

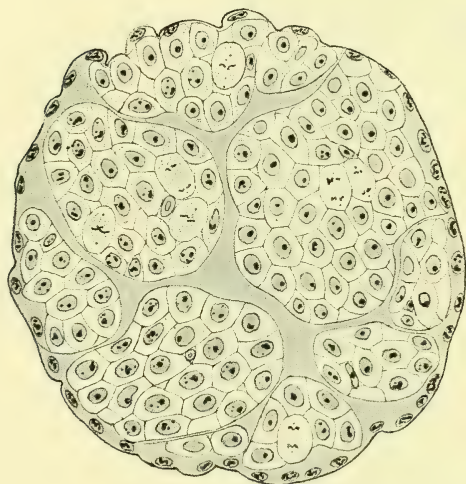


Fig. 669. — *Coupe transversale d'un tube séminifère d'*Ascaris megalocephala univalens *au niveau de la zone germinative.*

Celle-ci est remplie de spermatogonies dont un certain nombre sont en voie de division cytodiérétique. × 400.

Article 3. — SPERMATOGENÈSE

La spermatogenèse consiste dans un ensemble de multiplications et de transformations cellulaires qui ont pour résultat l'élaboration de l'élément fécondant ou gamète mâle (spermatozoïde chez les Métazoaires,

anthérozoïdes ou grains de pollen chez les Métaphytes) et la distribution, dans chacun d'eux, d'une quantité définie de substance chromatique.

La clef de la spermatogenèse et la nette compréhension du cycle spermatogénétique ont été obtenues par l'étude de l'*Ascaris megalocephala* (Van Beneden) ; les cellules sexuelles de cet animal, rangées en séries

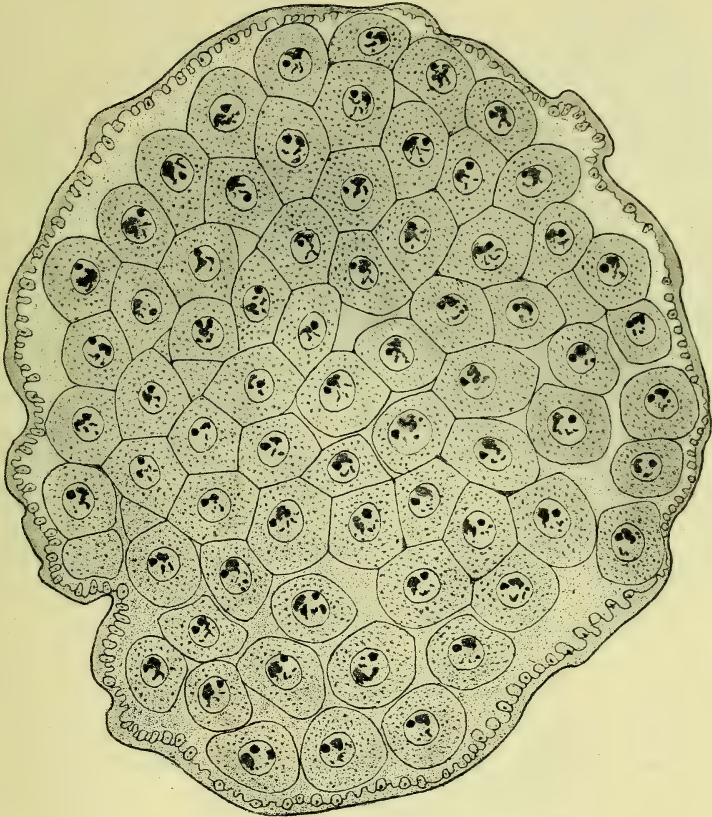


Fig. 670. — *Coupe transversale d'un tube séminifère d'*Ascaris megalocephala univalens *au niveau de la zone d'accroissement.*

Les spermatogonies ont augmenté de volume par l'accumulation dans leur cytoplasme d'un matériel de réserve abondant et se sont transformées en spermatocytes de premier ordre. × 400.

et par zones dans les longs tubes séminifères, subissent progressivement et parallèlement leur évolution et permettent une observation facile des grandes phases spermatogénétiques. C'est pourquoi nous entreprendrons cette étude par la spermatogenèse chez cet animal ; elle a servi de guide pour l'analyse plus laborieuse du même processus chez la plupart des autres Métazoaires.

c) On distingue deux types d'*Ascaris megalocephala* suivant le nombre de chromosomes renfermés dans leurs cellules sexuelles mûres : le type Van Beneden, ou *Ascaris megalocephala univalens* de O. Hertwig; et

le type Carnoy, ou *Ascaris megalocephala bivalens* de O. Hertwig. La description ci-dessous sera empruntée à la première variété.

Au niveau de l'extrémité distale des tubes séminifères, on rencontre des cellules de petite taille appelées *spermatogonies* ; elles se multiplient activement et donnent naissance à des éléments-filles semblables à leurs cellules-mères. Cette région du tube séminifère est désignée sous le nom

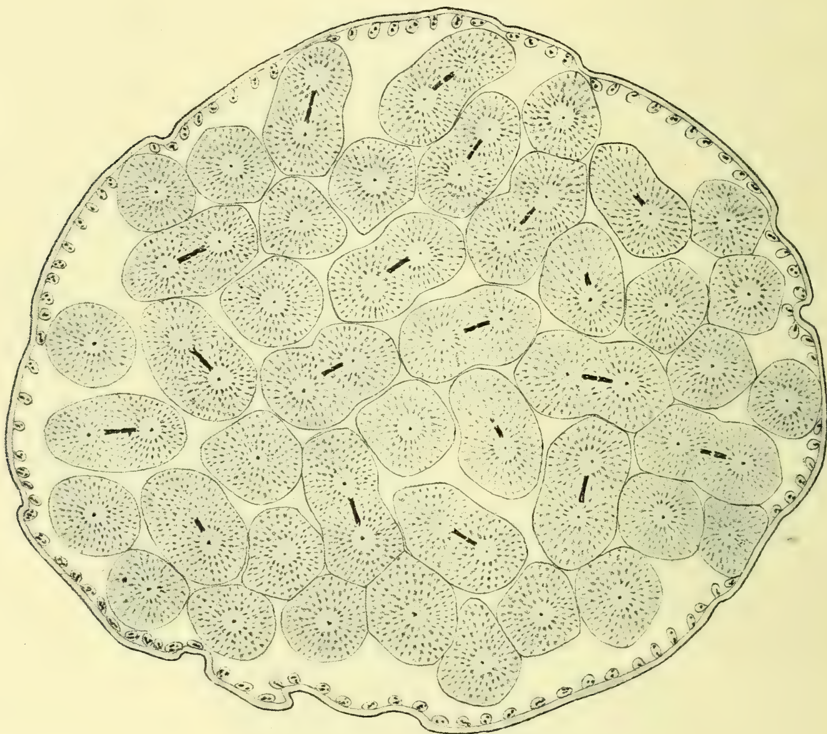


Fig. 671. — *Coupe transversale d'un tube séminifère d'*Ascaris megalocephala univalens *au niveau de la zone des divisions réductrices.*

Les spermatocytes de premier ordre se trouvent tous en cytodiérèse pour la plupart à la phase de la métacinèse. × 500.

de *zone des divisions équationnelles* ou *zone germinative* (fig. 669). Puis, les spermatogonies accumulent peu à peu dans leur cytoplasme une certaine quantité de matériel vitellin et augmentent de volume. Ces transformations s'effectuent dans une région suivante du tube séminifère, où les éléments, ainsi transformés et appelés *spermatocytes*, ont été repoussés par les multiplications incessantes des nouvelles spermatogonies. On la désigne sous le nom de *zone d'accroissement* (fig. 670).

Chacun de ces spermatocytes, dits *spermatocytes de premier ordre*, se divise bientôt dans une troisième région du tube séminifère et donne naissance à deux *spermatocytes de deuxième ordre* ; en se divisant à leur tour, ceux-ci fournissent quatre petites cellules appelées *spermatides*. Ces spermatides se transforment en *spermatozoïdes* ou *spermies* à la

suite de métamorphoses complexes. La région où s'opèrent les divisions des spermatocytes est dite *zone de maturation ou des divisions réductionnelles* (fig. 671), parce que, à ce niveau, les cellules-filles ne sont plus semblables à leurs cellules-mères au point de vue de leur teneur en chromatine.

Ce phénomène de la maturation chromatique peut être étudié avec une grande netteté chez l'*Ascaris*, à cause du petit nombre de ses chromosomes.

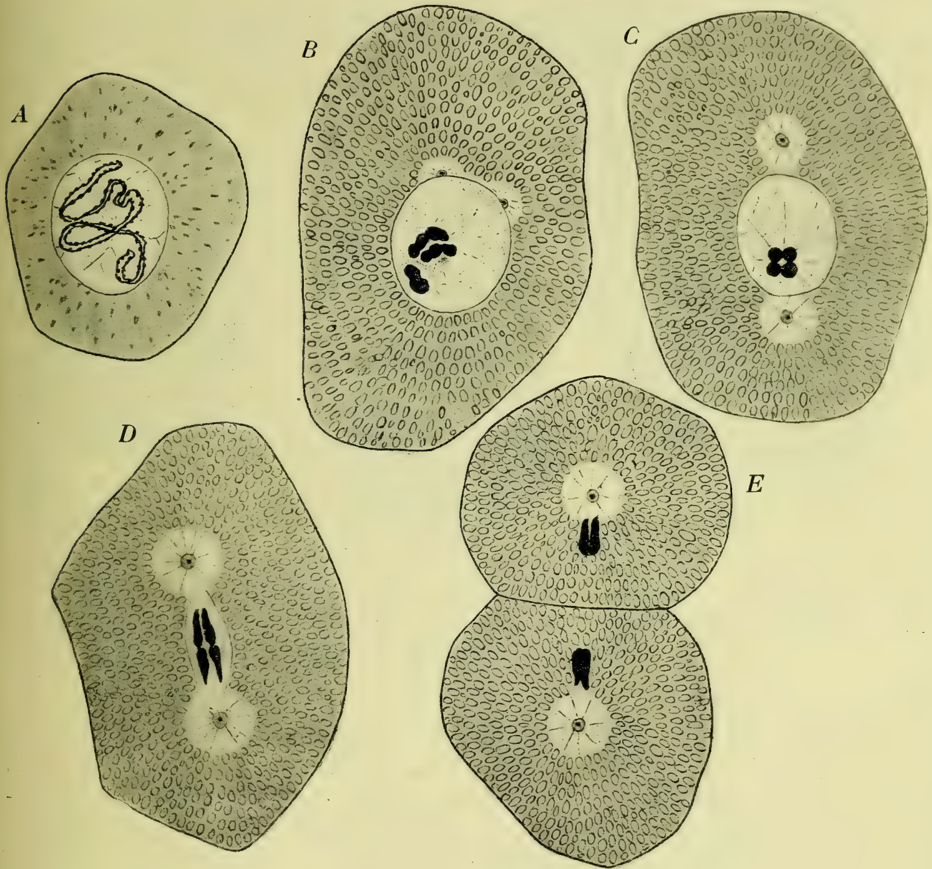


Fig. 672. — *Première division de maturation chez l'*Ascaris megalocephala univalens.

A, prophase de la division. La chromatine est disposée en un filament qui s'est dédoublé longitudinalement. A cette première fissuration fera suite une seconde. Les quatre segments se raccourcissent progressivement (B) en quatre chromosones arrondis (C). — En D, métaphase de la première division de maturation. — En F, anaphase ; chaque cellule-fille (spermatocyte de deuxième ordre) reçoit deux chromosomes. × 1.500.

Chez l'*Ascaris megalocephala univalens*, le noyau du spermatocyte montre dès la prophase une double segmentation longitudinale de son unique peloton chromatique (Brauer). Les quatre éléments ainsi obtenus se rassemblent en quatre chromosomes arrondis qui se disposent les uns à côté des autres et constituent un *groupe quaterne* ou *tétrade*. Quand les centrosomes se sont portés au niveau des pôles opposés du noyau, les filaments lininiens forment un fuseau achromatique intranucléaire, et la

tétrade se dispose au niveau de son équateur. Les chromosomes se séparent ensuite par groupes de deux (*dyades*) et se dirigent vers les corpuscules polaires. Les cellules-filles de cette première division (*première division de maturation*) représentent les spermatocytes de deuxième ordre (fig. 672). La cytodiérèse de ces derniers (*deuxième division de maturation*) suit la précédente *sans intervalle de repos*, et chacune des deux spermatides reçoit un seul chromosome issu de la dyade de la génération précédente (fig. 673).

Ce mode de partage des chromosomes dans les générations successives de la spermatogenèse nous initie au phénomène de la réduction chromatique et nous explique la raison d'être des divisions de maturation. Celles-ci

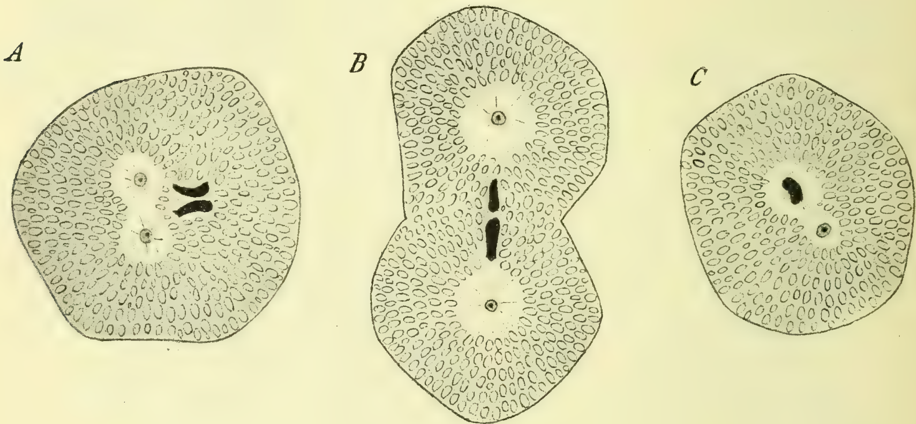


Fig. 673. — *Deuxième division de maturation.*
A, spermatocyte de deuxième ordre. Prophase. — B, métaphase. — C, spermatide avec un seul chromosome et un centrosome. × 1.500.

ont été observées et se réalisent de façon homologue dans l'ovogenèse et chez la plupart des animaux et des plantes étudiées à ce point de vue. Aussi ce processus a-t-il la valeur d'une loi générale. Nous désirons seulement faire remarquer ici que cette réduction porte non seulement sur le nombre des chromosomes (*réduction numérique*), mais aussi sur la masse de la substance nucléaire (*réduction quantitative*) et peut-être, d'après certaines inductions théoriques, sur les qualités héréditaires dont les particules chromatiques seraient les supports (*réduction qualitative*). Nous reviendrons ultérieurement sur les faits et les questions théoriques qui se rattachent à ce problème capital.

La disposition régulière des cellules sexuelles en séries et par zones se retrouve également dans un grand nombre d'autres objets où les faits découverts chez l'*Ascaris megalocephala* peuvent être vérifiés et complétés. Tel est le testicule de *Pentatoma* étudié par Montgomery. Ce testicule est constitué par six follicules allongés qui s'étendent dans toute sa longueur ; ils sont cloisonnés par des tractus conjonctifs, issus des parois folliculaires, en une série de logettes ou cystes qui renferment chacun un groupe de cellules séminales. Celles-ci se trouvent toutes à la même phase de leur évolution.

Dans chaque cyste, en considérant les logettes qui se suivent depuis l'extrémité distale jusqu'à l'extrémité proximale des follicules, on rencontre successivement la zone germinative remplie de spermatogonies en voie de prolifération active; la zone d'accroissement, très étendue, qui renferme des spermatocytes de premier ordre en voie d'augmentation de volume; la zone de maturation, très courte, dans laquelle se divisent les spermatocytes de deuxième ordre; une zone dans laquelle les spermatides subissent leur métamorphose en spermatozoïdes; et enfin une dernière logette avec des spermatozoïdes mûrs (fig. 674). La coupe longitudinale représentée ci-dessous d'un testicule d'*Heterocope saliens* (fig. 675) nous montre avec la même constance et la même régularité la succession des différentes étapes spermatogénétiques et contribue, avec le *Pentatoma*, l'*Ascaris* et beaucoup d'autres animaux inférieurs, à vérifier le schéma établi par Van Beneden et O. Hertwig.

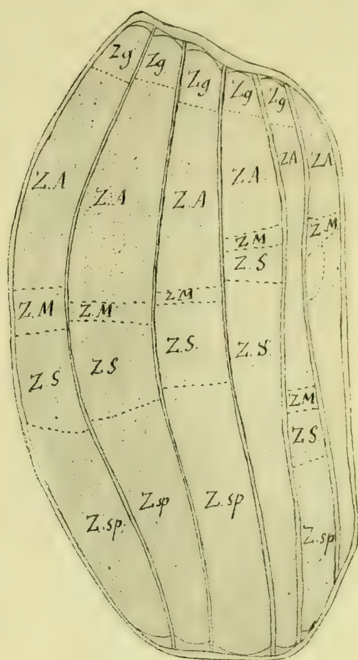


Fig. 674. — *Coupe longitudinale d'un testicule mûr de* Pentatoma.

Zg, zone germinative. — Za, zone d'accroissement. — Zm, zone de maturation. — Zs, zone des spermatides. — Z*sp*, zone des spermatozoïdes. D'après Montgomery, figure empruntée à Hæcker.

Il est plus difficile de discerner les mêmes phases chez la plupart des autres Métazoaires, les Mammifères notamment, mais une étude approfondie a permis d'établir un rigoureux

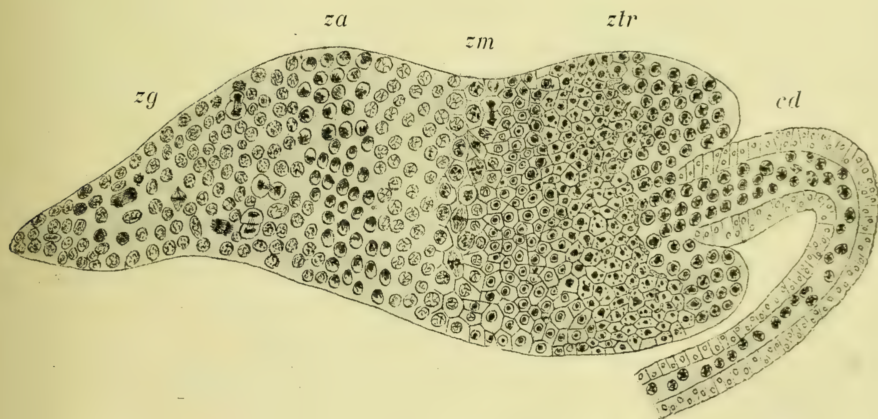


Fig. 675. — *Testicule et canal déférent* d'Heterocope saliens.

zg, zone germinative. — *za*, zone d'accroissement. — *zm*, zone de maturation. — *ztr*, zone de transformation des spermatides en zoospermes. — *cd*, canal déférent rempli de spermatozoïdes. Figure de Hæcker, empruntée à Korschelt et Heider.

parallélisme entre leur cycle spermatogénétique et celui que nous venons d'analyser.

Chez les Mammifères, l'épithélium séminal est constitué par des assises cellulaires disposées à la surface de la membrane propre du tube séminifère. L'étude minutieuse de la spermatogenèse des Mammifères trouvera sa place ailleurs. Nous dirons simplement ici que la spermatogenèse se réalise dans cet épithélium suivant la direction d'une onde qui marche vers l'extrémité proximale du tube séminifère et se contourne en hélice autour de ce dernier (REGAUD). En suivant le trajet de cette onde, on retrouve successivement toutes les formes cellulaires que nous avons reconnues dans les lignées spermatogénétiques rectilignes des objets examinés antérieurement. Les nombreuses études effectuées sur les objets les plus divers de la série animale ont permis de retrouver les grandes phases décrites chez l'*Ascaris*. Les recherches sur les plantes et sur l'ovogenèse ont conduit au même résultat. L'élément sexuel doit donc toujours parcourir les mêmes étapes avant de parvenir à la constitution de la gamète mûre apte à la copulation. Elles sont nettement schématisées dans le diagramme ci-contre, emprunté à BOVERI (fig. 676).

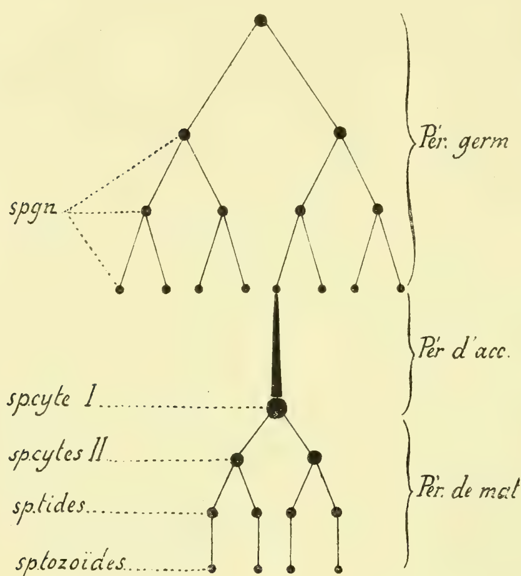


FIG. 676. — *Diagramme du processus spermatogénétique.*

Pér. germ, période germinative. — *spgn*, spermatogonies. — *Pér. d'acc*, période d'accroissement. — *spcyte* I, spermatocyte de premier ordre. — *Pér. de mat*, période de maturation. — *spcytes* II, spermatocytes de deuxième ordre. — *sptides*, spermatides. — *sptozoïdes*, spermatozoïdes.

Ce schéma a l'avantage de diviser le processus spermatogénétique dans le temps et non plus dans l'espace. C'est seulement dans les tubes séminifères à ondes spermatogénétiques rectilignes que l'on peut distinguer des *zones* testiculaires renfermant chacune des cellules identiques entre elles et au même stade de leur évolution. Mais de tels cas sont rares. Très souvent, les éléments sexuels s'entassent les uns sur les autres dans les tubes ou logettes dont la face interne est garnie d'une couche périodiquement renouvelée de cellules génératrices souches. On ne peut plus parler ici de zones testiculaires ; mais on peut diviser le processus spermatogénétique en *périodes* successives, puisque les différentes cellules de la lignée présentent successivement les différentes cytodiérèses et les métamorphoses que nous avons analysées ci-dessus. Tout l'espace de temps pendant lequel se passent les multiplications des cellules mères ou spermatogonies est désignée sous le nom de *période germinative* (fig. 676, *Pér.*

germ.). Elle se réalise une seule fois par an chez les animaux à activité spermatogénétique annuelle et, le plus souvent, pendant la saison printanière ; elle persiste toute l'année chez les animaux à activité spermatogénétique constante.

La période pendant laquelle les spermatogonies de la dernière génération augmentent de volume et accumulent dans leur cytoplasme des matériaux de réserve est dite *période d'accroissement* (fig. 676, *pér. d'acc.*). Elle se passe habituellement pendant l'été et prend fin quand les spermatocytes de premier ordre montrent les premiers indices de cytodiérèse. Entre la dernière mitose des spermatogonies et la première mitose de maturation, les spermatocytes passent par une série d'intermédiaires ; on les appelle successivement spermatocytes jeunes, spermatocytes de transition, spermatocytes mûrs, suivant le stade de leur évolution ; on les désigne encore sous le nom d'*auxocytes* (Bolles Lee, Regaud) pour caractériser leur propriété essentielle, qui est de s'accroître considérablement.

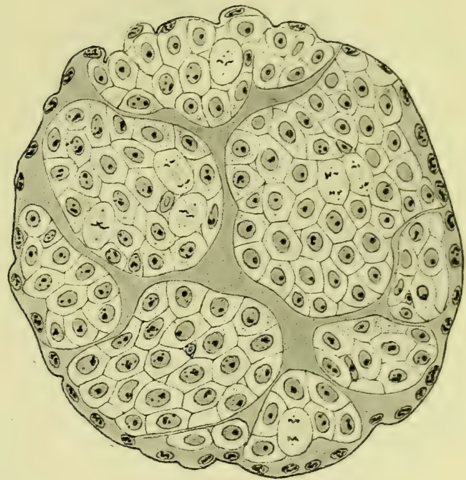


Fig. 677. — *Coupe de testicule d'*Ascaris megalocephala *au niveau de la zone germinative.* Disposition ramifiée du *rachis*. × 500.

La phase suivante, pendant laquelle chaque spermatocyte de premier ordre se divise deux fois de suite pour donner naissance à quatre spermatides en dite *période de maturation* (fig. 676, *Pér. de mat.*). Elle est plus courte que les deux précédentes et se trouve suivie d'une phase plus longue, pendant laquelle les spermatides subissent les métamorphoses qui les amèneront à l'état de gamètes mûres. Cette dernière période coïncide avec celle du rut chez les animaux à activité spermatogénétique annuelle. Pendant toutes ces multiplications, et surtout pendant les métamorphoses de la spermatide en spermatozoïde, les éléments sexuels utilisent une grande quantité de matériel nourricier qui leur est fourni grâce à la présence dans les tubes ou ampoules testiculaires de cellules spécialement adaptées à ce rôle et appelées pour cette raison cellules nourricières. Nous allons les étudier ci-dessous.

B. **La cellule nourricière du testicule.** — Si l'on retrouve dans toutes les glandes sexuelles mâles des processus spermatogénétiques analogues, il n'en est pas de même au sujet du dispositif qui assure la nutrition des éléments sexuels. Ce dispositif est le plus souvent représenté par des cellules accessoires, cellules-sœurs des éléments génitaux qui se différencient dans un autre sens et s'adaptent au rôle d'éléments nourriciers.

Nous retrouverons la même disposition, mais plus nette encore, quand nous ferons l'étude de l'ovogenèse.

Un exemple simple et typique se rencontre chez les Nématodes. Chez l'*Ascaris*, les spermatogonies se mettent en contact avec un cordon cellulaire protoplasmique situé tout d'abord au milieu du canal testiculaire. Ce cordon s'élargit, puis envoie des expansions cellulaires dans toutes les directions au fur et à mesure que l'on considère des régions plus éloignées de l'extrémité aveugle du tube séminal (fig. 677) ; il dispa-

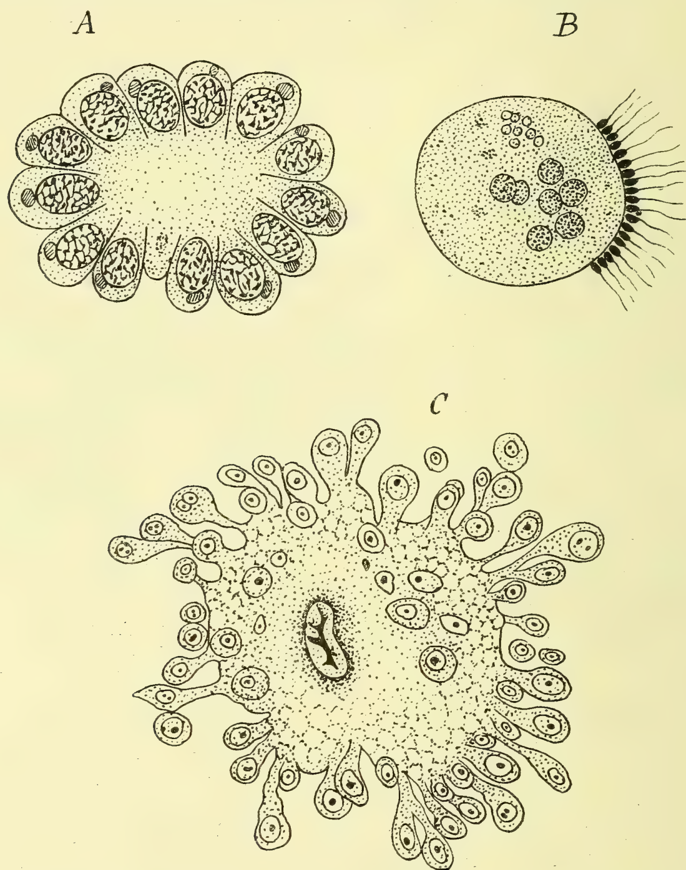


Fig. 678. — A, cytophore de *Lumbricus* avec spermatocytes disposés à sa périphérie (Calkins). — B, cytophore de *Clitellis arenarius* (Jensen). — C, cellule de Verson avec spermatogonies insérées sur son corps cytoplasmique (Toyama). Figure empruntée à Korschelt et Heider.

raît ensuite. Il n'est pas douteux que ce cordon protoplasmique joue un rôle nourricier, comme semblent l'indiquer les grains deutoplasmiques contenus dans sa substance. On lui donne le nom de *rachis*. Jusqu'ici on n'a pas observé de noyaux dans sa substance.

Ce rachis rappelle une formation assez répandue dans le domaine des Invertébrés et désignée sous le nom de *cytophore*. Chez les Turbellariés et les Annélides, les cellules séminales sont réunies en faisceaux ou sont orientées autour d'une masse plasmatique arrondie et anucléée. Les cellules sexuelles conservent leurs rapports avec ce cytophore jusqu'à la fin de

leur évolution. Les cytophores de certains Annélides, Mollusques, Bryozoaires sont plurinucléés et deviennent comparables aux cellules nourricières qui existent dans d'autres groupes.

C'est chez les Insectes qu'on observe avec le plus de netteté l'existence d'une cellule nourricière typique. On la désigne sous le nom de cellule de Verson (fig. 678). Elle a été étudiée tout d'abord chez le Ver à soie, puis a été retrouvée avec certaines modifications chez d'autres Insectes, comme les Lépidoptères, les Névroptères, les Hémiptères. C'est un élément cellulaire très volumineux autour duquel les cellules sexuelles se disposent en couronne pendant les diverses périodes de leur évolution, probablement pour y puiser les éléments nutritifs élaborés dans son cytoplasma (Toyama, Tichomirow). La cellule dite *basale* des Gastéropodes joue un rôle analogue ; sur son cytoplasma chargé de granulations nutritives s'insèrent les spermatides pendant leurs métamorphoses (fig. 679); elles forment des faisceaux réguliers qui constituent avec la cellule basale une figure spéciale rappelant le spermatoblaste de certains Vertébrés, des Mammifères en particulier.

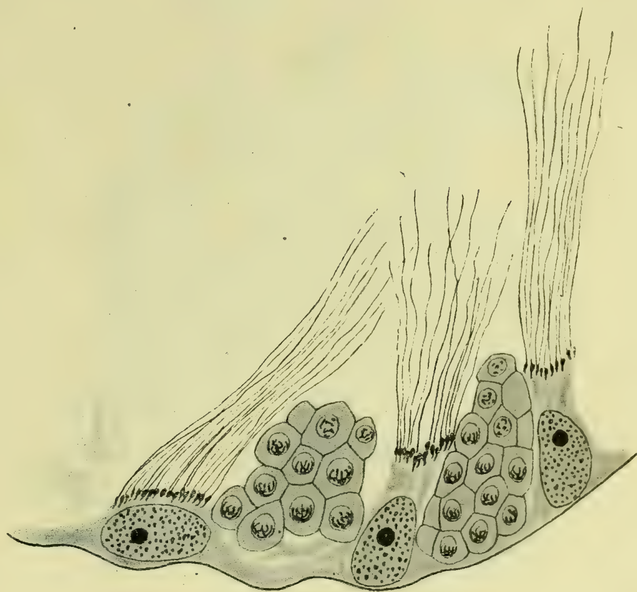


Fig. 679. — *Testicule d'*Arion empiricorum Fer.
Éléments nourriciers constitués par un gros noyau à chromatine pulvérulente et par un cytoplasme qui envoie des prolongements du côté de la lumière canaliculaire. Sur ces prolongements sont insérés les spermatozoïdes disposés en faisceaux. × 1.000.

Nous avons vu dans l'histogenèse des éléments séminaux des Mammifères qu'il existe à côté des spermatogonies d'autres éléments, issus de la différenciation des petites cellules germinatives et constituées par des noyaux vésiculeux à structure spéciale. Ce sont les noyaux de Sertoli. Ces noyaux sont plongés dans une masse protoplasmique indivise (Regaud). Pendant la maturation du spermatozoïde, le protoplasme sertolien envoie entre les rangées columnaires des cellules sexuelles des prolongements qui exercent une action attractive particulière sur les spermatozoïdes. Ceux-ci s'enfoncent dans les extrémités centrales de ces prolongements, et c'est ainsi que prend naissance la figure connue sous le nom de *spermatoblaste* (v. Ebner). Cette « copulation » (Bardeleben) a pour résultat d'assurer la nutrition des spermies. Regaud a mis en évidence, à l'aide d'une technique spéciale, l'existence d'un produit de sécrétion abondant qui se forme dans la

couche périphérique du syncytium sertolien, prend l'aspect de sphérules assez volumineuses, et s'accumule dans les lobes protoplasmiques des spermatozoïdes pendant leurs métamorphoses ; ce fait rend indiscutable la participation de ce produit à la nutrition des spermatozoïdes (fig. 680).

La transformation des spermatides en spermatozoïdes se termine pendant leur association avec la cellule nourricière. Quand cette transformation est à peu près terminée, cette association se résout et les zoospermes sont mis en liberté dans la lumière canaliculaire.

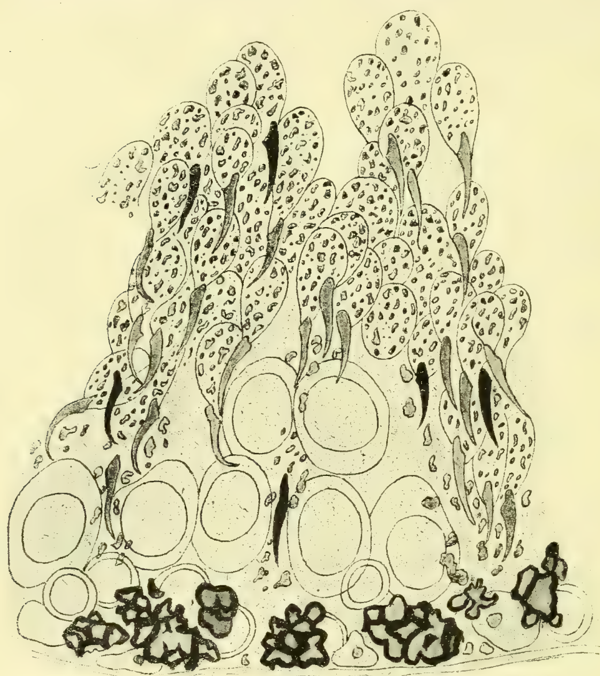


Fig. 680. — *Testicule de Rat.*

Dans la couche du syncytium appliquée contre la face interne du tube séminifère se trouvent des grains de sécrétion agglomérés et des vésicules en voie de formation. Grains et fines vésicules dans les travées syncytiales entre les spermatocytes et dans les lobes protoplasmiques des spermatides. D'après Regaud.

C. **Les doubles spermatogenèses.** — Chez certains représentants des Métazoaires inférieurs, on observe une *double spermatogenèse* qui conduit à l'élaboration de deux sortes de spermatozoïdes. Ce fait a été découvert chez un grand nombre de Prosobranches (*Paludina*), chez certains Arthropodes [Dytique (Ballowitz), certains Papillons : *Pygæra bucephala* (Meves)]. Le développement et la structure des deux sortes de zoospermes ont été bien étudiés chez la Paludine (Meves). Les ampoules testiculaires de cet objet renferment une seule sorte de spermatogonies ; les unes augmentent relativement peu de volume ; les autres, au contraire, deviennent très volumineuses ; elles se transforment de la sorte en petits et gros spermatocytes de premier ordre. Ces deux sortes de spermatocytes se divisent deux fois de suite et donnent naissance à de petites et grosses spermatides. Les premières se transforment en *spermatozoïdes filiformes ;* les secondes en *spermatozoïdes vermiformes*, beaucoup plus longs et plus larges que les précédents (fig. 681). Nous verrons ultérieurement leur structure. Des processus très curieux s'observent dans la manière d'être des deux divisions des gros spermatocytes. Nous signalerons seulement ici l'existence d'un seul chromosome dans la tête des zoospermes issus de ces derniers éléments et la multiplication précoce des deux centrosomes de la spermatogonie en un grand nombre de centrosomes-filles sur lesquels se développeront des cils vibratiles

(Meves). Chez le *Pygæra bucephala*, la deuxième lignée spermatogénétique conduit à l'élaboration de spermatozoïdes dépourvus de tête et munis à leur extrémité antérieure d'un seul centriole.

On constate également une double spermatogenèse chez certains Myriapodes (*Scolopendra cingulata*). On y observe deux lignées spermatogéné-

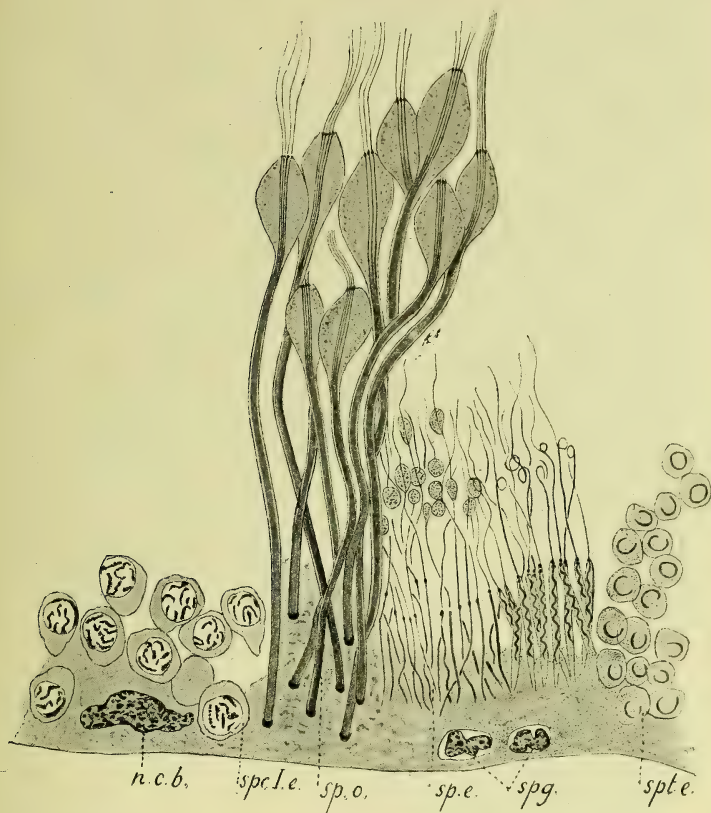


Fig. 681. — *Coupe de testicule de* Paludina vivipara.

spg, spermatogonies. — *spc*Ie, spermatocytes de la première génération appartenant à la lignée des spermies eupyrènes. — *spe*, spermies eupyrènes (spermatozoïdes filiformes). — *spo*, spermies oligopyrènes (spermatozoïdes vermiformes). — *ncb*, noyau des cellules basales. × 800 environ. D'après Meves.

tiques greffées sur les mêmes spermatogonies souches. Ces deux lignées se développent parallèlement et se distinguent, entre autres caractères, par la taille de leurs éléments constitutifs. Certaines spermatogonies augmentent considérablement de volume et se transforment en cellules très volumineuses avec un gros noyau et un cytoplasme abondant. Ce sont les *spermatocytes de la grosse variété;* d'autres spermatogonies augmentent également de volume, mais dans des proportions beaucoup moindres ; elles forment ainsi les *spermatocytes de la petite variété*, qui atteignent à peine le tiers ou le quart des dimensions de leurs énormes congénères. Ces deux sortes d'éléments se divisent deux fois de suite ; ils donnent naissance les

premiers à de grosses spermies munies d'un noyau très riche en chromatine, les seconds à des spermies de dimensions très réduites et pauvres en

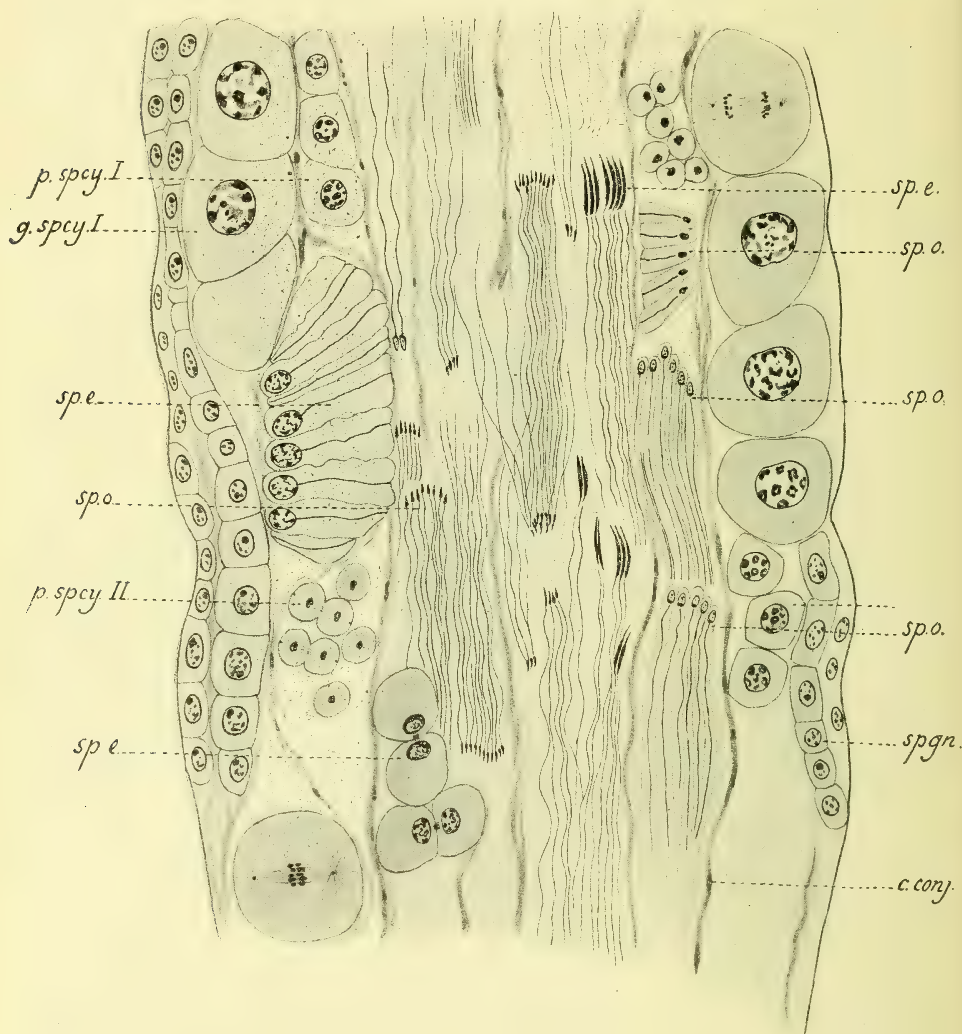


Fig. 682. — *Testicule de* Scolopendra cingulata, *vu en coupe longitudinale.*

spgn, spermatogonies.— *sppcy* I, spermatocytes de premier ordre de la petite variété.— *gspcy* I, spermatocytes de premier ordre de la grosse variété. — *pspcy* II, spermatocytes de deuxième ordre de la petite variété, anaphase.— *spe*, spermatides « eupyrènes » aux différentes époques de leur transformation. — *spo*, spermatides « oligopyrènes ».— *cconj*, cloisons conjonctives qui divisent longitudinalement le testicule en logettes. × 250.

chromatine. On peut les désigner sous les termes de spermies « *eupyrènes* » et « *oligopyrènes* », en adoptant les dénominations créées par Meves à propos des spermies de *Paludina vivipara* (fig. 682).

CHAPITRE IV

Histogenèse et morphologie du spermatozoïde.

Article premier. — HISTOGENÈSE DU SPERMATOZOIDE CHEZ LES ANIMAUX (SPERMIOGENÈSE)

A. **Structure de la spermatide.** — Immédiatement après son origine aux dépens de la division des spermatocytes de deuxième ordre, la spermatide représente une cellule polyédrique, munie d'un noyau arrondi et vésiculeux. Un certain nombre de formations, assez variables suivant l'espèce considérée, se trouvent dans le cytoplasme de ces éléments. Dans la spermatide du Cobaye, par exemple, le corps cellulaire renferme deux centrioles, relégués contre la face interne de la membrane d'enveloppe, un corps chromatoïde (Benda), localisé à côté du noyau, enfin un corps de nature protoplasmique, lui aussi juxtanucléaire, appelé *Nebenkern*, *sphère*, *archoplasme*, *idiozome* (Meves) (fig. 683).

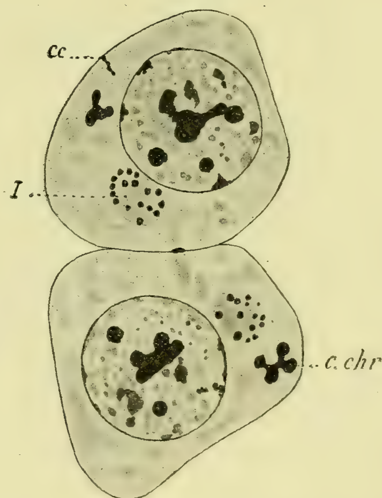


Fig. 683. — *Deux jeunes spermatides du Cobaye encore réunies l'une à l'autre par un résidu fusorial.*

cc, corpuscules centraux. — I, idiozome. — *cchr*, corps chromatoïde. D'après Meves.

C'est le sort ultérieur de toutes ces formations qu'il est nécessaire de suivre pendant la différenciation du spermatozoïde. L'étude de cette métamorphose va nous conduire à cette notion fondamentale, établie par les premières observations de Kölliker, Schweigger-Seidel et La Valette-Saint-Georges, que le spermatozoïde a la valeur d'une cellule et en comprend tous les organes essentiels. Par la condensation de son noyau, la disparition de la plus grande partie de sa masse cytoplasmique, la différenciation d'un ou plusieurs flagellums vibratiles, cette cellule se transforme en un élément très mobile, merveilleusement adapté pour les déplace-

ments rapides et pour la recherche de la gamète femelle. L'étude de cette métamorphose est des plus complexes ; il est difficile de présenter dans un résumé, même succinct, les nombreuses observations qui ont été faites à son endroit. Nous préférons en exposer un exemple concret et choisirons l'histogenèse du zoosperme chez le Cobaye, étudié récemment par Fr. Meves d'une manière très approfondie. Nous examinerons ensuite, dans une revue synthétique, les principaux faits relatifs à l'histogenèse du zoosperme dans quelques groupes de la série animale.

B. **Histogenèse du spermatozoïde chez le Cobaye.** — Meves a divisé le-

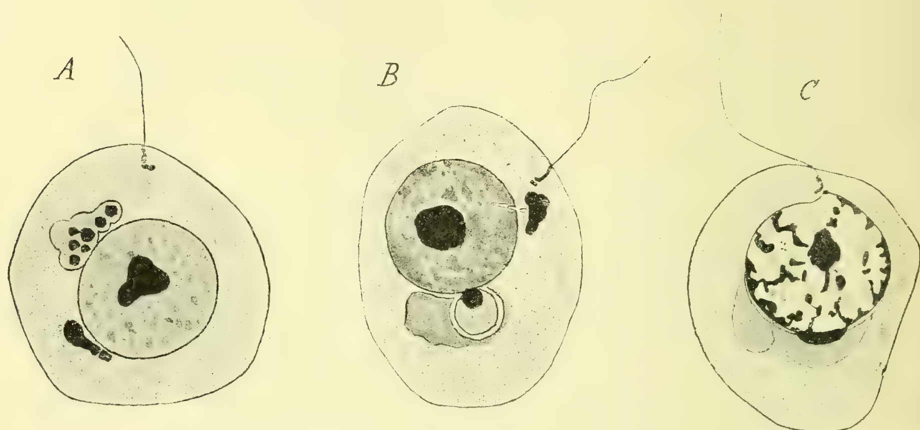


Fig. 684. — *Transformation de la spermatide pendant la première période.*

A, apparition de l'ébauche du filament axile. Les granulations de l'idiozome sont devenues plus volumineuses. — B, les granulations de l'idiozome sont rassemblées en une sphérule différenciée en deux parties : un grain central et une zone claire et arrondie. Cette sphérule est renfermée dans une vésicule claire contre laquelle est appliqué le reste de l'idiozome. — C, le grain central, devenu semi-lunaire, s'applique contre la future extrémité antérieure du noyau. Ébauche de la coiffe céphalique. Le corpuscule central proximal s'est fusionné avec la paroi nucléaire. D'après Meves.

développement du spermatozoïde chez le Cobaye en trois périodes ; la première est comprise entre la deuxième division de maturation et le début de la formation de la manchette caudale ; la deuxième est comprise entre l'apparition et la disparition de cette dernière ; la troisième commence après la disparition de cette même manchette.

Première période. — Pendant la première période, le noyau devient excentrique ; les granulations de l'idiozome se rassemblent progressivement en une sphérule volumineuse renfermée dans une vésicule claire. Le reste de l'idiozome est appliqué contre cette dernière sous la forme d'une calotte. Cette sphérule se différencie bientôt en deux zones : une zone périphérique, de plus en plus large, peu colorée par les réactifs nucléaires, et une zone centrale, ou grain central, qui se colore intensément par les réactifs nucléaires. Le grain central s'applique contre la membrane du noyau, prend une forme hémisphérique, puis semi-lunaire ; c'est l'ébauche d'un bouton que nous retrouvons à l'extrémité de la tête, aussi l'appelle-t-on *corps céphalique* ou *acrosome* (Lenhossèk). La vésicule s'élargit en même temps, s'étend sur une certaine partie de la surface nucléaire et constitue l'ébauche de la *coiffe céphalique* (fig. 684, A, B, C).

D'autre part, on voit apparaître sur le centriole périphérique ou distal un filament très délié qui fait saillie en dehors de la cellule. C'est l'ébauche du filament axile. Celui-ci s'accroît rapidement. En même temps,

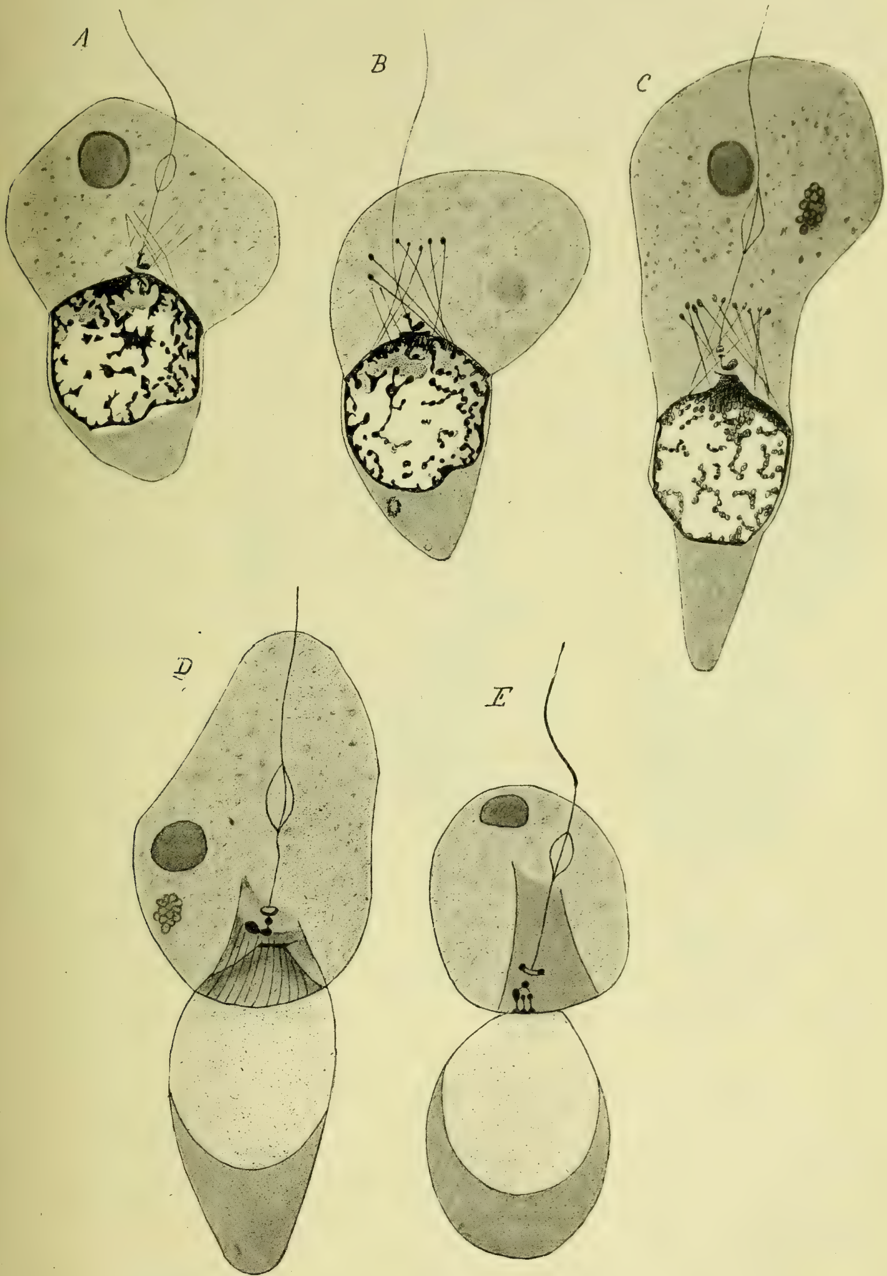


FIG. 685. — *Deuxième période.*

La substance cellulaire s'est retirée en arrière du noyau (A). Le corps céphalique prend la forme d'un cône qui s'allonge de plus en plus (B et C). Genèse de la manchette caudale sous la forme de filaments qui entourent le filament axile. Ils s'allongent tout d'abord (B), puis se raccourcissent et s'épaississent avant de se fusionner en une gaine continue (D). Transformation des corpuscules centraux et formation de l'anneau chromatique (D, E). D'après MEVES.

les centrioles forment l'un avec l'autre un angle droit, se rapprochent du noyau, et le corpuscule proximal se fusionne avec la paroi nucléaire.

Deuxième période. — Pendant la deuxième période, le noyau s'allonge, puis s'aplatit ; la chromatine se fragmente en granulations de plus en plus fines, et la substance cellulaire se retire en arrière du noyau jusqu'à la limite postérieure de la coiffe céphalique. Le corps céphalique prend la forme d'un cône qui augmente de hauteur et s'aplatit dans le même sens que le noyau. En même temps, dans le corps cellulaire et au niveau de l'extrémité postérieure du noyau, se différencie un système de minces bâtonnets qui se dirigent en arrière et en direction oblique autour du filament axile (fig. 685, A). Ils s'allongent et s'épaississent tout d'abord, puis se raccourcissent et bientôt possèdent seulement la hauteur du bord postérieur de la tête spermatique (B, C); ils se fusionnent alors les uns avec les autres et constituent la *manchette caudale définitive* (figure 685, D).

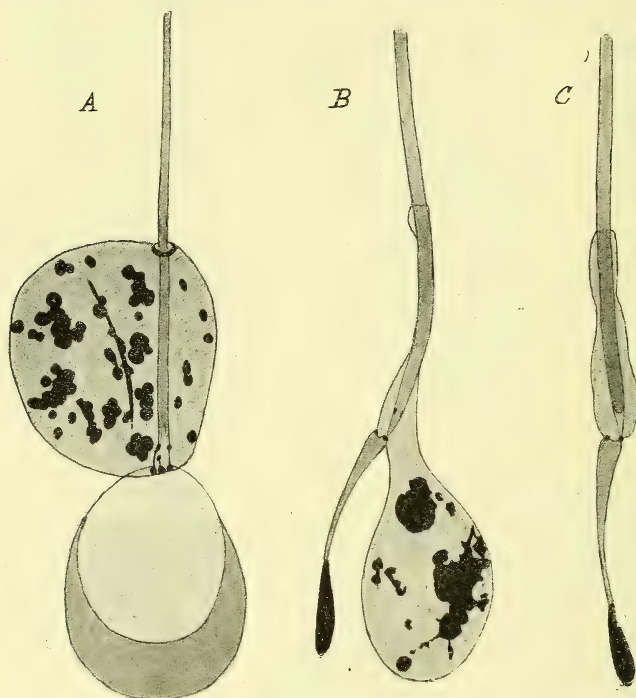


Fig. 686. — *Troisième période.*

A, la manchette caudale a disparu; l'anneau chromatique a glissé jusqu'au niveau de l'extrémité postérieure de la pièce intermédiaire. — B et C, vue de profil à une période un peu plus avancée que A. — En B, on observe la pédiculisation du corps cellulaire. — En C, le corps cellulaire s'est détaché du zoosperme. D'après Meves.

Pendant la première partie de la deuxième période, le centriole proximal ne se transforme pas. Le centriole distal s'incurve et prend la forme d'un hameçon ; la branche verticale de celui-ci se décompose en deux grains situés l'un derrière l'autre. Le grain postérieur s'aplatit bientôt et se transforme en un anneau traversé par le filament axile (C). La branche horizontale de l'hameçon s'épaissit considérablement au niveau de son extrémité libre.

Ce qui se passe alors dans les centrioles est très compliqué et difficile à suivre. Le corpuscule proximal se segmente en trois grains de taille égale ; ceux-ci se mettent en rapport par de minces filaments avec les trois granulations, qui se différencient aux dépens de la branche horizontale du corpuscule distal. L'anneau formé aux dépens de la branche verti-

cale de ce dernier augmente rapidement de dimensions, tandis que le grain sur lequel s'insère le filament axile demeure intact (E).

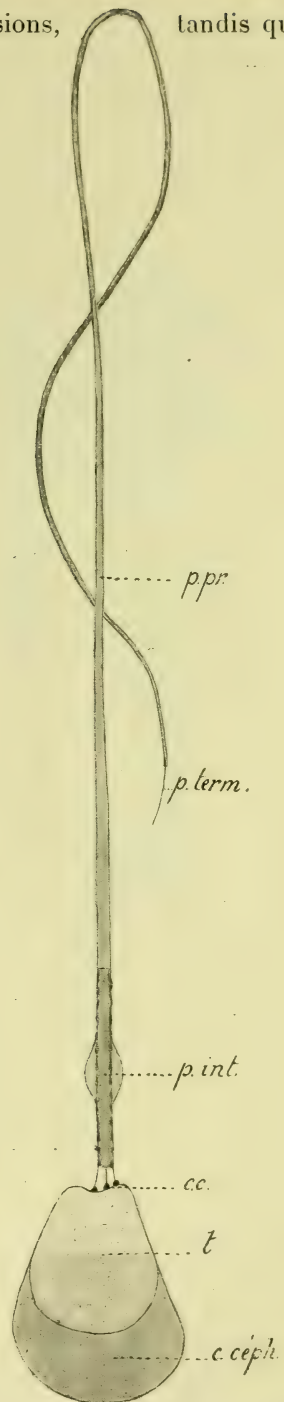


Fig. 687.— *Zoosperme de l'épididyme du Cobaye.*

Vue de face. *ccéph*, corps céphalique.— *t*, tête.— *cc*, corpuscules centraux.— *pint*, pièce intermédiaire.— *ppr*, pièce principale.— *pterm*, pièce terminale. D'après Meves. × 3.000 environ.

Pendant ce temps, la substance cellulaire se retire vers le bord postérieur du noyau, puis s'en détache de plus en plus, ainsi que la manchette caudale (D, E).

Troisième période. — La tête prend peu à peu la forme d'une cuiller pendant la troisième période (fig. 686, B, C) ; la manchette caudale disparaît et les centrioles terminent leurs transformations progressives. L'anneau, issu du corpuscule distal, émigre le long du filament axile ; il s'arrête à une certaine distance de l'extrémité postérieure de la tête, en un point qui limite la *pièce intermédiaire* de la queue et qui représente le commencement de la *pièce principale* (A). Après avoir pris cette situation, l'anneau se colore de moins en moins et disparaît à la fin de la troisième période (B, C).

Le filament caudal se différencie définitivement au cours de cette dernière phase et augmente de volume. Autour de la *pièce intermédiaire* se constitue une enveloppe formée d'un filament spiral et d'une substance intermédiaire. En même temps, le reste de la substance cellulaire se pédiculise de plus en plus et se sépare définitivement du filament axile (B), mais il reste autour de la pièce intermédiaire une faible gaine de cytoplasme qui lui constitue une enveloppe extérieure (fig. 687.)

Les parties issues du corpuscule distal et du corpuscule proximal, qui s'est dédoublé dans le sens longitudinal, demeurent en lieu et place ; elles deviennent progressivement plus petites et quelques-unes d'entre elles deviennent inobservables.

Dans cet exemple, on peut se rendre compte, dans son essence, du processus métamorphotique qui a pour résultat la transformation de la spermatide en spermatozoïde. Le noyau, utilisé tout entier, fournit la chromatine de la tête ; la sphère ou idiozome fournit le corps et la coiffe céphaliques ; les centrioles représentent le point d'insertion du filament axile et retient

celui-ci au pôle postérieur du noyau ; enfin, le protoplasme, dont la plus grande partie est inutilisée, fournit les enveloppes du filament axile.

Le spermatozoïde possède donc la valeur morphologique d'une cellule

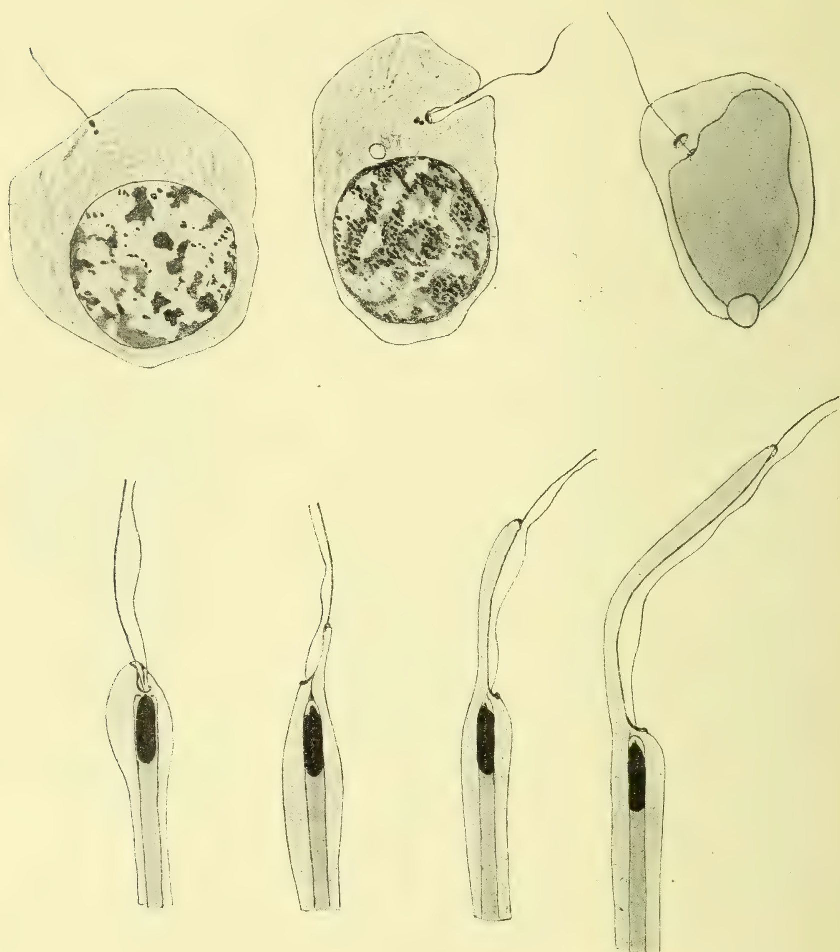


Fig. 688. — *Histogenèse du spermatozoïde chez la Salamandre.* Évolution des corpuscules centraux. D'après Meves.

dont les différentes parties se sont adaptées au rôle physiologique qu'elle doit remplir. Il s'en faut cependant, malgré le grand nombre de travaux édifiés sur ce sujet, que l'accord soit établi sur la marche générale de ces métamorphoses.

C. **Histogenèse du spermatozoïde en général.** — *a*) Un point encore controversé est l'*origine et la manière d'être des corpuscules centraux* (1). Nous

(1) Tous les auteurs qui se sont occupés de cette question emploient le terme de corpuscule central. Nous conserverons ce terme, tout en faisant remarquer qu'il s'agit sans doute, dans la plupart des cas, de centrioles, comme les recherches les plus récentes paraissent l'avoir démontré (Boveri, Meves).

ne voulons ni ne pouvons entrer dans le détail ni même dans la discussion de cette question, approfondie surtout chez les Vertébrés. Nous rappellerons seulement que, pour certains auteurs, le corps intermédiaire de Flemming joue un rôle dans leur différenciation. D'après Hermann, les corpuscules colorables, au nombre de deux, que l'on observe au niveau de la pièce intermédiaire chez *Salamandra*, sont d'origine différente ; l'interne provient du

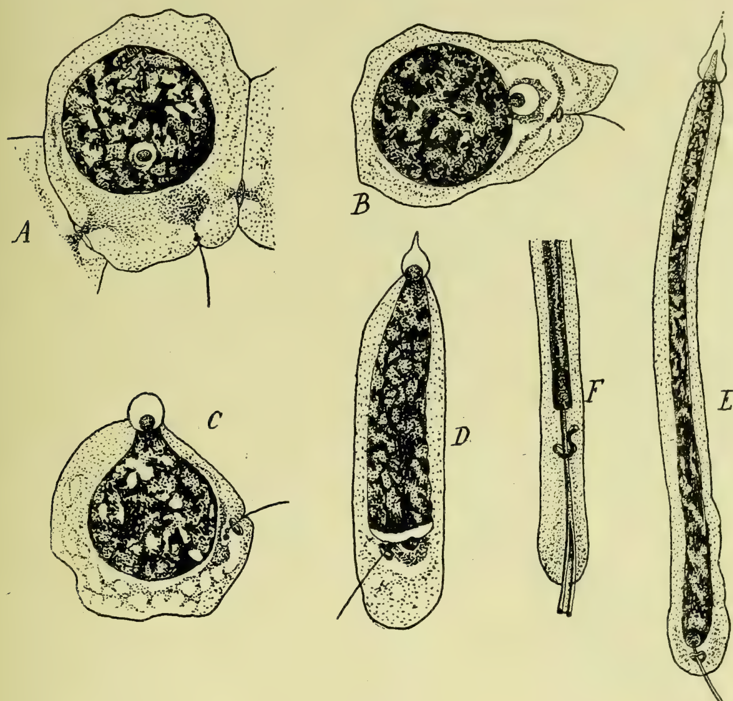


Fig. 689. — *Histogenèse du zoosperme chez l'*Amphiuma.

A, spermatide avec une sphère (idiozome) située au bas du noyau et deux corpuscules centraux avec l'origine du filament axile. — B, le centrosome externe a pris la forme d'un anneau, l'interne s'est dédoublé. La sphère a différencié au milieu de sa masse un acrosome. — C, les centrosomes, accompagnés du reste de la sphère, émigrent vers la surface nucléaire ; l'acrosome s'est localisé au niveau du pôle antérieur du noyau. — D, les corpuscules centraux et le reste de la sphère s'attachent au niveau du pôle postérieur du noyau, qui s'est considérablement allongé. — E et F, situation définitive des corpuscules centraux. En F, on remarque l'augmentation de volume de l'anneau chromatique et son émigration le long du filament axile. D'après Mac Gregor.

corpuscule central de la spermatide, il fournit le bouton terminal ; l'externe provient du corpuscule intermédiaire et donne l'anneau chromatique.

On sait actuellement (Meves) que la spermatide de la Salamandre renferme deux corpuscules centraux ; le proximal augmente colossalement de volume et le distal se divise en deux moitiés. Le premier, plus la moitié interne du corpuscule distal s'insèrent sur le pôle postérieur du noyau ; la moitié externe du corpuscule distal constitue un anneau en forme de pessaire qui glisse le long du filament axile et se localise au niveau de la limite, entre la pièce principale et la pièce terminale du flagellum (fig. 688).

Mc Gregor, sur l'*Amphiuma*, confirme Meves dans la plupart de ses

conclusions ; il admet que le corps céphalique est constitué seulement par une partie de l'idiozome ; l'autre partie se rend à la base du noyau et forme la masse principale de la pièce intermédiaire. Le corpuscule proximal pénètre dans cette partie de l'idiozome, tandis que l'autre constitue l'anneau chromatique (fig. 689).

On constate les mêmes divergences d'opinion chez les Mammifères. Chez le Rat, les deux corpuscules centraux demeurent au niveau du pôle postérieur de la tête spermatique, et le filament axile prend naissance sur le corpuscule distal (LENHOSSÈK). Les recherches de MEVES sur la manière d'être des corpuscules centraux dans l'histogenèse des spermatozoïdes de l'Homme et du Rat, lui ont montré que seuls le corpuscule central proximal et la moitié du corpuscule central distal s'attachent au niveau du pôle postérieur du noyau ; le corpuscule distal se divise en effet en deux parties, dont la plus externe, par rapport au noyau, s'aplatit et se transforme en un anneau chromatique ; celui-ci émigre le long du filament axile jusqu'à la limite qui sépare la pièce intermédiaire de la pièce principale. Les nouvelles recherches de V. KORFF sur les spermies du Kangourou aboutissent à des résultats analogues. Le corpuscule central distal se transforme en un anneau et en un bouton ; le corpuscule proximal, attaché tout d'abord au niveau de la ligne médiane, puis sur l'un des côtés longitudinaux de la tête, se divise aussi en deux grains ; le grain postérieur s'étend et constitue un filament d'union entre le bouton du corpuscule distal et le grain antérieur du corpuscule proximal. L'anneau émigre le long du filament axile et prend définitivement sa position habituelle (fig. 690). Comme dans les objets précédents, la pièce intermédiaire est donc constituée par les mêmes éléments : le corpuscule central proximal et une moitié du corpuscule central distal.

BENDA est arrivé à des conclusions analogues à la suite de ses recherches sur toutes les classes des Vertébrés. Chez les Mammifères et les Sauropsidés, les corpuscules centraux de la pièce intermédiaire ont pour origine un grain et un anneau qui représentent : le grain, le corpuscule central antérieur ou proximal ; l'anneau, le corpuscule central distal. Chez les Batraciens anoures, les deux corpuscules centraux demeurent en place sans changement de forme.

Chez les Urodèles, le corpuscule central antérieur s'accroît et donne le corps ellipsoïde de la pièce intermédiaire ; le corpuscule postérieur fournit un anneau qui demeure à la surface du corps cellulaire, s'y attache et livre passage au filament axile. Chez les Sélaciens, on observe également un grain et un anneau qui sont là aussi les deux corpuscules centraux. Le corpuscule central proximal se développe en une tige qui forme la pièce intermédiaire. SUSUKI est arrivé à des résultats identiques.

La situation des corpuscules centraux au niveau du pôle postérieur du noyau est évidemment la règle d'après les exemples que nous avons donnés jusqu'ici. Elle souffre cependant des exceptions, comme le montrent les recherches de I. BROMAN sur l'histogenèse de spermies du *Bombinator igneus*. Dans cet objet, les deux corpuscules centraux de la spermatide quittent l'un et l'autre la périphérie cellulaire, s'enfoncent dans le cytoplasme accompagnés de l'idiozome dont ils ne se séparent pas et du filament axile qui s'est développé sur le corpuscule distal. Ces diverses formations

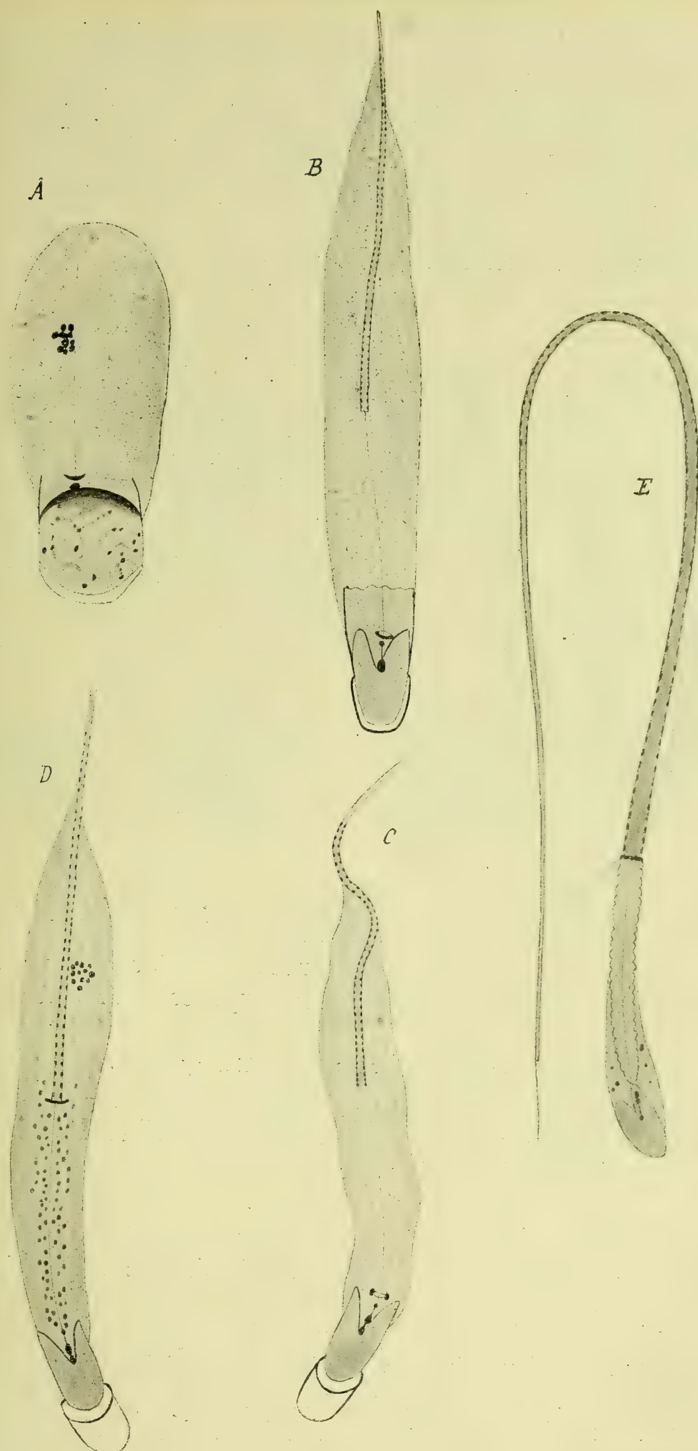


FIG. 690. — *Histogenèse du spermatozoïde du* Phalangista vulpina (*Kangourou*).

A, corpuscules centraux localisés au niveau du pôle postérieur du noyau. — B, le corpuscule central distal s'est divisé en un bouton et en un anneau ; le corpuscule proximal augmente de volume. — C, le corpuscule proximal s'est segmenté en deux grains. — D, émigration de l'anneau le long du filament axile. — E, le grain postérieur du corpuscule proximal s'allonge en une tige ; l'anneau occupe sa situation définitive. D'après V. KORFF.

(idiozome et corpuscule) viennent se fixer sur l'extrémité *antérieure* du noyau spermatique (fig. 691).

On constate des différences importantes dans l'évolution des corpuscules centraux chez les Invertébrés. De nombreuses recherches ont été faites à ce sujet chez les Vers, Crustacés, Insectes, Mollusques. Nous rappellerons uniquement à ce sujet les observations faites sur certains Mollusques. Chez l'*Helix pomatia*, il existe deux corpuscules centraux contre la face interne de la membrane cellulaire ; l'ébauche du filament axile se développe sur le corpuscule distal ; le corps proximal s'allonge en un bâtonnet qui bientôt atteint la face postérieure du noyau, s'accroît de plus en plus et finit par atteindre une taille considérable. Le corpuscule distal se dédouble en deux disques, dont le postérieur est perforé (V. Korff).

Dans l'histogenèse des spermatozoïdes filiformes de la Paludine, c'est le corpuscule distal qui subit l'allongement. Celui-ci donne tout d'abord naissance au filament axile. Puis il s'allonge en un bâtonnet, atteint la face interne de la membrane, et s'accroît parallèlement avec le corps cellulaire ; le corpuscule proximal s'étend aussi en un mince bâtonnet, pénètre dans le noyau et paraît être un prolongement du corpuscule distal : ce dernier fournit donc une grande partie du filament axile (fig. 692) (Meves). Chez certains Myriapodes, c'est le corpuscule distal qui se développe en un filament axile ; l'antérieur s'insère sur le pôle postérieur du noyau (Meves contre Tönniges). P. Bouin a retrouvé les faits décrits par Meves et a vu de plus que le corpuscule antérieur se dédouble en deux grains réunis par un mince filament qui paraît constituer la pièce intermédiaire. Il a pu faire la même constatation chez *Scolopendra cingulata*.

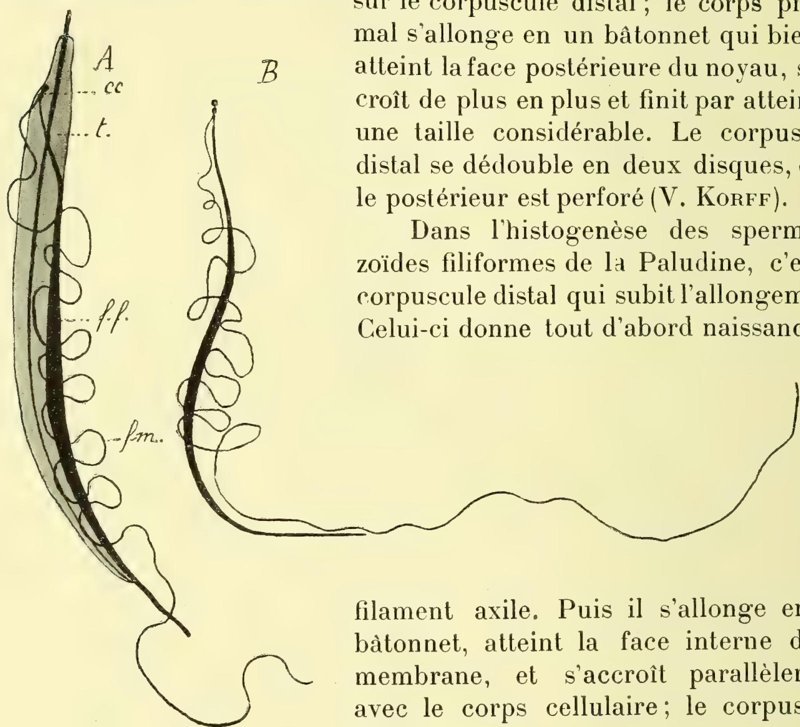


Fig. 691. — *Spermatozoïdes de* Bombinator igneus.

A. *t*, tête avec sa tige médiane.— *cc*, corpuscules centraux situés au niveau de l'extrémité antérieure de la tête. Sur le corpuscule central postérieur s'insèrent le filament fixe et le filament mobile de la queue du zoosperme. — B, filaments fixe et mobile isolés de l'extrémité céphalique du zoosperme (*ff*. *fm*). D'après I. Broman.

b) L'origine de la *manchette caudale* a été interprétée également de différentes manières. On l'expliquait autrefois par un soulèvement de la

membrane nucléaire. Renson attribue sa formation à une différenciation locale du cytoplasme. Lenhossèk, chez le Rat, la fait provenir d'une aire claire qui entoure les corpuscules centraux, fournit la partie cytoplasmique de la pièce intermédiaire et sert probablement aussi à l'édification de toutes les enveloppes du filament axile. Enfin Meves, comme nous l'avons vu, a montré sa genèse aux dépens d'un système de filaments qui sont dis-

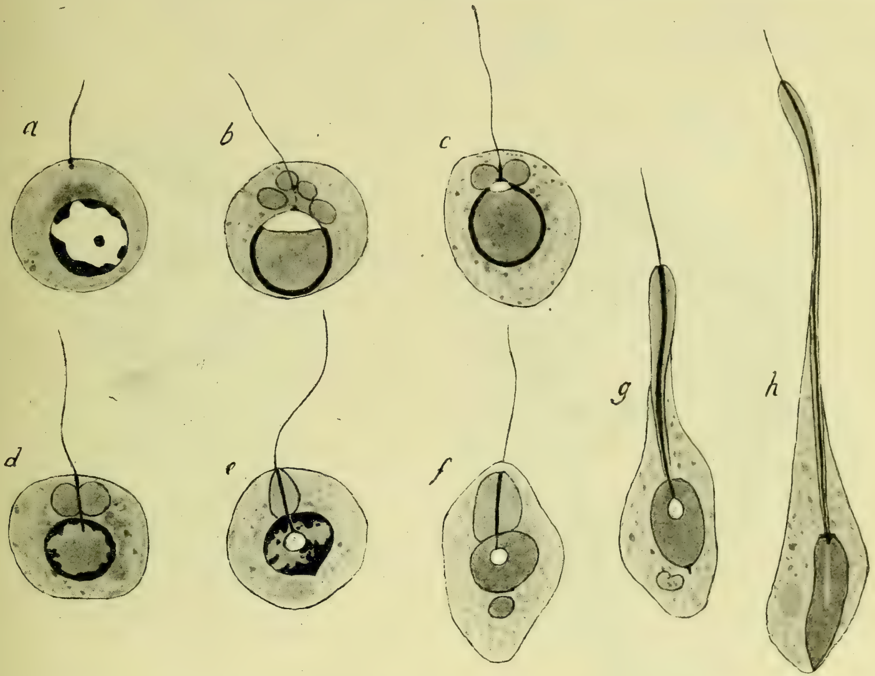


Fig. 692. — *Principales étapes de l'histogénèse des spermatozoïdes filiformes chez* Paludina vivipara. D'après Meves.

posés autour du pôle postérieur du noyau et qui finissent par se souder en une manchette continue.

D'après la plupart des auteurs, la manchette caudale ne prend part à l'édification d'aucune partie du spermatozoïde.

c) L'origine du manteau spiral de la pièce intermédiaire est assez obscure. Déjà Prenant avait décrit, chez les Reptiles, sa constitution aux dépens de microsomes, qui se disposent les uns derrière les autres et se fondent en un filament continu et spiralé (voir fig. 702). Benda, dans une étude récente, analyse sa formation dans les différentes classes de Vertébrés. Chez les Mammifères, il établit que l'enveloppe spirale tire son origine de filaments granuleux et de grains spécifiquement colorables, auxquels il donne le nom de « Mitochondria ». Ces grains, dont le nombre augmente pendant la transformation de la spermatide, s'accumulent autour de la pièce intermédiaire et se fusionnent en bandes transversales ; celles-ci s'unissent ensuite en une fibre spirale continue. V. Brunn a décrit antérieurement un processus analogue.

d) Toutes les formations que nous venons d'examiner rapidement ont

trait à la constitution des organes qui se différencient au niveau du pôle postérieur du noyau ; l'importance du rôle joué par le corpuscule central dans la fécondation explique les nombreuses recherches réalisées à ce sujet. On est peut-être moins bien fixé sur la signification et l'origine des organes qui se différencient au niveau du pôle antérieur. Ces organes, dits de « *perforation* », bien qu'il ne soit pas démontré qu'ils jouent exclusivement ce rôle, présentent de nombreuses modalités dans leur morphologie et dans la manière d'être de leur développement. D'une façon générale, on peut dire

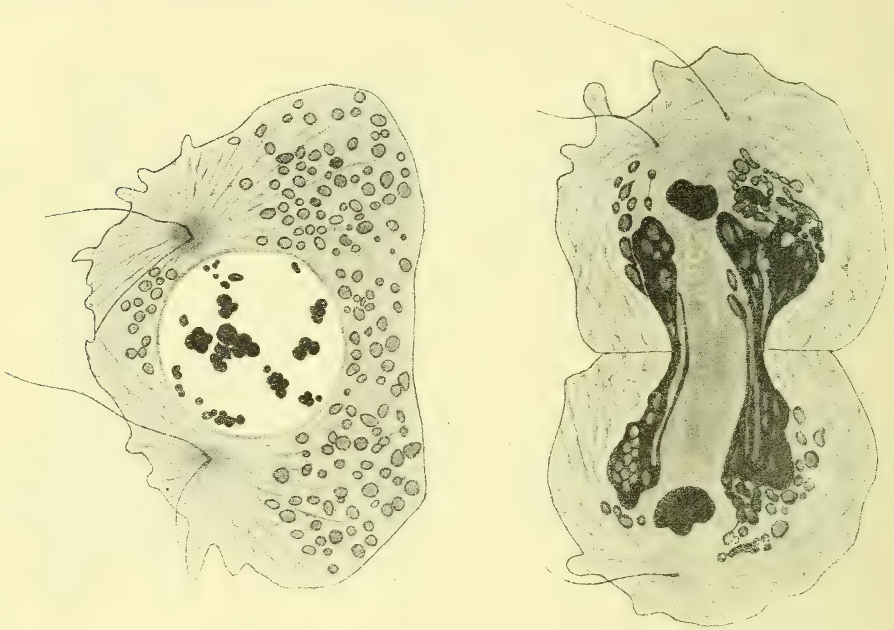


FIG. 693. — *Spermatocytes de* Pygæra bucephala.
Prophase et anaphase. Développement précoce des filaments axiles sur les corpuscules centraux. D'après MEVES.

qu'ils se différencient aux dépens de la masse protoplasmique qui se trouve dans la spermatide à côté du noyau, et qui a été désignée par les auteurs sous les noms de Nebenkern, sphère, archoplasma, idiozome. On est loin d'être renseigné sur sa valeur comme organe cellulaire. PRENANT en fait une différenciation autonome qui répond à cette variété de protoplasmas spécialement différenciés qu'il a désignée sous le nom de *Protoplasma supérieur*.

e) La queue du spermatozoïde représente une expansion du ou des corpuscules centraux ; ceux-ci conservent donc ici la signification de centres cinétiques qu'on leur a reconnue dans les cellules ciliées en général. Dans la grande majorité des cas, l'ébauche du filament axile apparaît dans la spermatide jeune, quand les corpuscules centraux possèdent encore leur situation périphérique sous la membrane d'enveloppe. Les recherches de HENNEGUY et de MEVES sur la spermatogenèse des Papillons ont montré que, dans certains cas, cette apparition pouvait être plus précoce ; MEVES a signalé récemment que les quatre corpuscules centraux du spermatocyte de pre-

mier ordre présentent chacun, pendant l'anaphase de la division, une ébauche de filament axile qui ne tarde pas à atteindre un développement considérable (fig. 693).

Article 2. — HISTOGENÈSE DES SPERMATOZOIDES CHEZ LES VÉGÉTAUX

On observe chez certains Végétaux des processus essentiellement semblables à ceux que nous venons de décrire chez les Métazoaires. Tel est le cas chez les Fougères et Equisétacées (Shaw, Balajeff), chez certaines Conifères (*Ginkgo biloba*, etc.) et Cycadées (*Zamia* et *Cycas*, Hirasé, Webber, Ikeno). Dans la plupart de ces objets, la figure de division qui va donner naissance aux spermatides montre, au niveau des pôles fusoriaux, des corps arrondis que Webber désigne sous le nom de *blépharoplastes*, et qui se comportent comme des corpuscules centraux. Ces corps se développent, dans les spermies, en une bande qui s'étale à la périphérie cellulaire ; des cils se différencient ensuite sur cette bande centrosomienne ; le noyau s'étire, lui aussi, en une large lame chromatique qui, le plus souvent, s'enroule en spirale (fig. 694). Le corps cellulaire reste appendu au dernier tour de spire et s'en détache ensuite (Shaw).

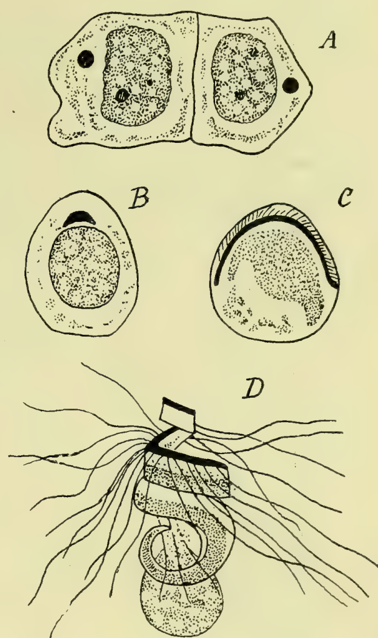


Fig. 694.

A, deux spermatides (*Gymnogramme*) ; à côté du noyau se trouve un corps arrondi et très coloré, c'est le blépharoplaste.— B et C, allongement du blépharoplaste en une longue bande sur laquelle se développent des cils.— D, spermatozoïde ; le corps cellulaire et le noyau se sont enroulés en tire-bouchon ; sur les premiers tours de spire se trouve la bande ciliée ; sur le dernier est appendu le reste du corps cellulaire. D'après Belajeff, figure empruntée à Wilson.

Les choses se passent de la manière sus-indiquée, chez *Marsilia*, *Gymnogramme*, *Equisetum*. Chez le *Ginkgo*, d'après Hirasé, les anthérozoïdes naissent de la manière suivante : la cellule génératrice-mère se divise une première fois et donne naissance à deux noyaux, dont l'un est éliminé et se résorbe et dont l'autre gagne le centre de la cellule ; celui-ci présente une seconde division, complétée ensuite par le cloisonnement du corps cellulaire commun qui les renferme. Dans chacune de ces mitoses on observe, vers les pôles, des formations assimilables aux centrosomes des cellules animales. Après la deuxième division, chaque centrosome demeure auprès du noyau sans se segmenter. Chacune

des deux cellules génératrices ainsi formées va bientôt se transformer en anthérozoïde. A ce moment, le centrosome s'étire et se rattache au noyau, qui pousse vers lui une proéminence en forme de crochet. Ce diverticule, d'origine centrosmienne et nucélaire, s'allonge en une mince bandelette qui décrit trois tours de spire situés à peu près dans un même plan ; sur la portion centrosomienne de cette bandelette se différencient bientôt de nombreux cils vibratiles. L'anthérozoïde du Ginkgo est donc constitué par un noyau ovoïde sur lequel s'insère la spirale ciliée, et par une couche protoplasmique périphérique munie en arrière d'un appendice lamellaire.

C'est donc sur des corps morphologiquement et physiologiquement assimilables aux corpuscules centraux que se différencient les éléments moteurs des anthérozoïdes, ou cils vibratiles. Les centrosomes jouent ici le rôle de centres cinétiques, puisque des prolongements protoplasmiques mobiles s'insèrent sur eux. Ce caractère les différencie nettement des gamètes mâles des Angiospermes et de la généralité des Gymnospermes, qui sont toujours dépourvus de cils locomoteurs.

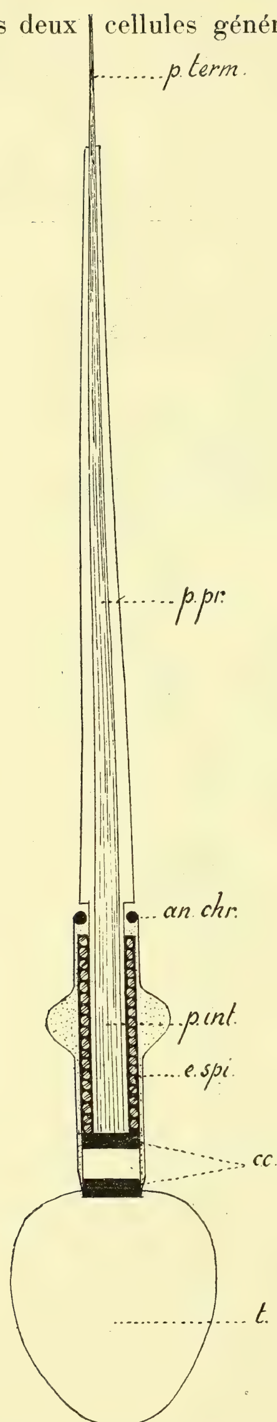


Fig. 695. — *Schéma de la constitution du spermatozoïde du Cobaye.*
t, tête. — *cc*, corpuscules centraux. — *pint*, pièce intermédiaire.— *espi*, enveloppe spirale. — *anchr*, anneau chromatique. — *ppr*, pièce principale. — *pterm*, pièce terminale D'après Meves.

Article 3. — MORPHOLOGIE DU SPERMATOZOIDE FLAGELLÉ

Les spermatozoïdes sont le plus souvent munis d'un long flagellum, ou appendice caudal. C'est pourquoi nous nous proposons, tout d'abord, d'établir une sorte de type schématique du spermatozoïde flagellé ; il sera facile ensuite de lui comparer les autres formes que l'on rencontre dans les différentes espèces animales. C'est le schéma établi par Meves à propos du spermatozoïde du Cobaye que nous prendrons comme point de départ de la description qui va suivre (fig 695.)

Le spermatozoïde du Cobaye est essentiellement constitué par trois parties :

A. La **Tête** représente un disque aplati et allongé ; elle est constituée par le noyau de

la spermatide, dont la chromatine s'est condensée et homogénéisée, par la coiffe et par le corps céphaliques. La coiffe céphalique est constituée par une mince membrane et entoure les 2/3 antérieurs environ de la tête. Au-dessous de cette membrane se trouve le corps céphalique. Il est très volumineux chez le Cobaye, mais de taille beaucoup moindre chez la plupart des autres animaux, où il figure le plus souvent une sphérule de faibles dimensions. Lenhossèk lui a donné le nom d'*acrosome* (fig. 696).

B. La **Pièce Intermédiaire**, ou pièce d'union, est située en arrière de la tête ; elle est constituée par le filament axile, qui s'insère sur le pôle postérieur du noyau par l'intermédiaire des corpuscules centraux (corpuscule central proximal et moitié du corpuscule distal de la spermatide). Tout autour du filament axile se trouve une première enveloppe, très mince dans toute l'étendue de la pièce intermédiaire, et qui s'épaissit brusquement au niveau de l'extrémité postérieure de cette dernière. En dehors de cette enveloppe, on observe la gaine spirale, qui enlace la pièce intermédiaire de ses tours de spire et se termine en arrière sur un anneau chromatique arrondi ; celui-ci provient de la moitié postérieure du corpuscule central distal ; il marque la limite de la pièce intermédiaire, et son existence n'a été observée que chez un groupe assez restreint de Vertébrés. Enfin, la pièce intermédiaire est encore munie d'une troisième enveloppe, constituée par le reste du cytoplasma de la spermatide et qui, à un certain niveau, montre un soulèvement plus ou moins accentué (fig. 695).

C. La **Queue**, ou flagellum consiste en un filament axile fibrillaire entouré, dans la plus grande partie de son étendue, par une enveloppe cytoplasmique ; sa région terminale en est dépourvue ; à ce niveau, le filament axile est complètement à nu. La première région est désignée sous le nom de *pièce principale*, la seconde, sous le nom de *pièce terminale*.

On peut reconnaître essentiellement

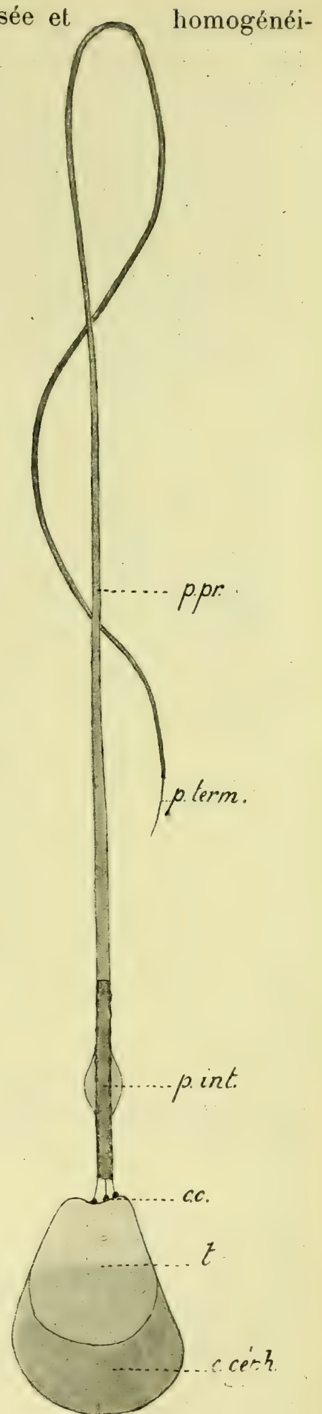


Fig. 696. — *Zoosperme de l'épididyme du Cobaye.* Vue de face. *ccéph*, corps céphalique ou acrosome. — *t*, tête. — *cc*, corpuscules centraux. — *pint*, pièce intermédiaire. — *ppr*, pièce principale. — *pterm*, pièce terminale. D'après Meves. × 3.000 environ.

cette structure dans tous les spermatozoïdes flagellés, bien que chacune des parties constitutives du spermatozoïde présente des variations considérables suivant les espèces.

La *tête* présente tous les aspects intermédiaires compris entre la forme arrondie et la forme très allongée. Une forme nettement sphérique s'observe quelquefois, bien qu'elle soit assez rare ; par exemple, on la rencontre chez certains Poissons osseux, comme les Cyprinoïdes et l'*Esox lucius* (fig. 697).

Elle s'aplatit chez d'autres Poissons,

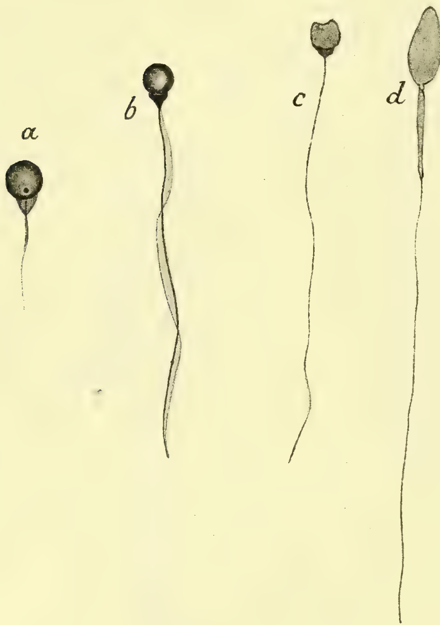


Fig. 697.
a, spermatozoïdes de : a et b, *Esox lucius*.— *a* ne montre que la partie antérieure du spermatozoïde. — c, *Crossaster papposus* (Ballowitz)—. d, *Equus caballus* (Jensen).

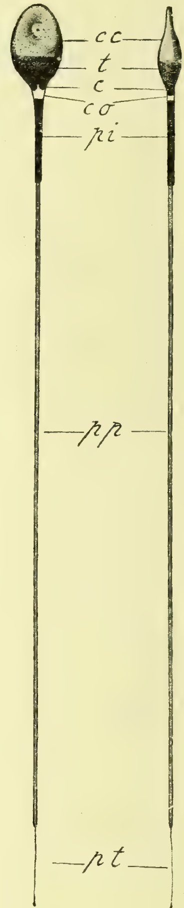


Fig. 698.
b, spermatozoïde d'Homme. D'après Retzius.

soit sur une de ses faces (Perche), soit sur les deux faces ; elle prend alors une forme nettement discoïdale ; c'est le cas le plus fréquent chez les Mammifères, comme le Chien, le Cheval, le Taureau. Chez l'Homme, la tête figure un disque aplati et ovalaire quand on l'examine de face. Elle semble piriforme quand on l'examine de profil, avec une extrémité antérieure légèrement effilée et une extrémité postérieure aplatie. Elle mesure environ 5 à 6 μ de longueur (fig. 698).

La tête discoïdale des Mammifères peut se recourber en crochet. C'est le cas chez le Rat. La base de ce crochet est tournée en arrière et se trouve taillée en biseau. La coiffe céphalique s'avance plus loin sur la face posté-



FIG. 699. — Spermatozoïdes de : *a*, *Mus decumanus* (une partie de la queue n'est pas représentée). — *b*, *Coluber natrix.* — *c*, *Vipera berus.* — *d*, *Anguis fragilis.* — *e*, *Acipenser sturio.* — *f*, spermatozoïde géant, *g*, *h*, spermatozoïdes normaux de *Tadorna vulpanser* (BALLOWITZ).

FIG. 700. — *Spermatozoïde de* Lithobius forficatus *non encore complètement développé.*

t, tête. — *ccé*, coiffe céphalique dépassée par le bouton céphalique. — *cc*, corpuscules centraux. × 1.000.

rieure que sur la face antérieure, et le corps céphalique est ici représenté par un petit nodule arrondi (fig. 699, *a*).

Chez beaucoup d'espèces, la tête s'étend en longueur et devient cylindrique. Elle peut conserver une forme ramassée, ou son extrémité antérieure s'allonge en une pointe plus ou moins longue, surmontée du corps céphalique. Elle prend alors l'aspect d'un fuseau (certains Batraciens, Poissons, Reptiles, Mollusques, Echinodermes, etc.) (fig 699). Cet allongement peut être très considérable ; elle devient alors filiforme, et dans ces conditions on ne peut que difficilement la distinguer du reste du zoosperme (Vers : *Lumbricus* ; Gastéropodes : *Littorina*; Insectes : *Blatta*). Un exemple particulièrement typique de tels zoospermes se rencontre chez le *Lithobius forficatus*.

La tête s'allonge d'une façon très considérable, prend la forme d'un mince filament dont le diamètre devient inférieur à celui du filament axile lui-même. La limite entre la tête et le filament axile est marquée par un épaississement triangulaire de ce dernier, dont la base est orientée vers l'extrémité antérieure du spermatozoïde. La tête et la queue sont reliées par un tractus très fin et très court étendu entre les corpuscules centraux ; il figure la pièce intermédiaire. L'extrémité proximale de la tête est recouverte sur une certaine étendue par une coiffe céphalique, qui est dépassée par un bouton céphalique porté par une tige courte et très déliée. Les zoospermes de cet animal encore contenus dans le testicule ne présentent pas la forme spiralée que leur attribue Tönniges (fig. 700).

Cette disposition spiralée de la tête se rencontre chez beaucoup d'espèces, comme certains Sélaciens, Amphibiens, Oiseaux, Gastéropodes Le nombre des tours de spire est variable, et cette structure est sans doute adaptée à une plus facile introduction du zoosperme dans le vitellus de l'œuf (fig. 701, *b*, *c*). C'est sans doute à une semblable adaptation qu'est due également la forme en tarière prise par la tête spermatique chez certains Oiseaux, comme le Milan et le Vanneau.

La *pièce intermédiaire* (Schweigger-Seidel), ou *pièce d'union* (Retzius), présente également une structure différente suivant les espèces considérées. Chez les Chéiroptères, elle se distingue nettement par son diamètre du reste du flagellum. Dans d'autres cas (quelques Mammifères, Reptiles), il est difficile de faire cette distinction. Dans certains cas même, elle se continue insensiblement avec le reste de la queue. Chez beaucoup de Mammifères et autres Vertébrés, elle est séparée de la tête par un étranglement appellé *collet* (Ballowitz). La pièce intermédiaire, comme nous l'avons vu à propos de la spermie du Cobaye, est constituée par un filament axile central entouré par une enveloppe cytoplasmique ; dans cette enveloppe peut se différencier un filament spiral, dont les tours de spire sont serrés les uns contre les autres sur toute son étendue (fig. 702). Le filament axile est relié au pôle postérieur du noyau par les corpuscules centraux transformés (boutons terminaux), qui ne présentent pas constamment la complexité que nous leur avons reconnue dans les spermies du Cobaye et de certaines autres espèces. Il n'existe souvent qu'un ou deux boutons terminaux ; ceux-ci peuvent être placés l'un derrière l'autre

(Rat, Lenhossèk), ou l'un à côté de l'autre sur le même plan (Taupe,

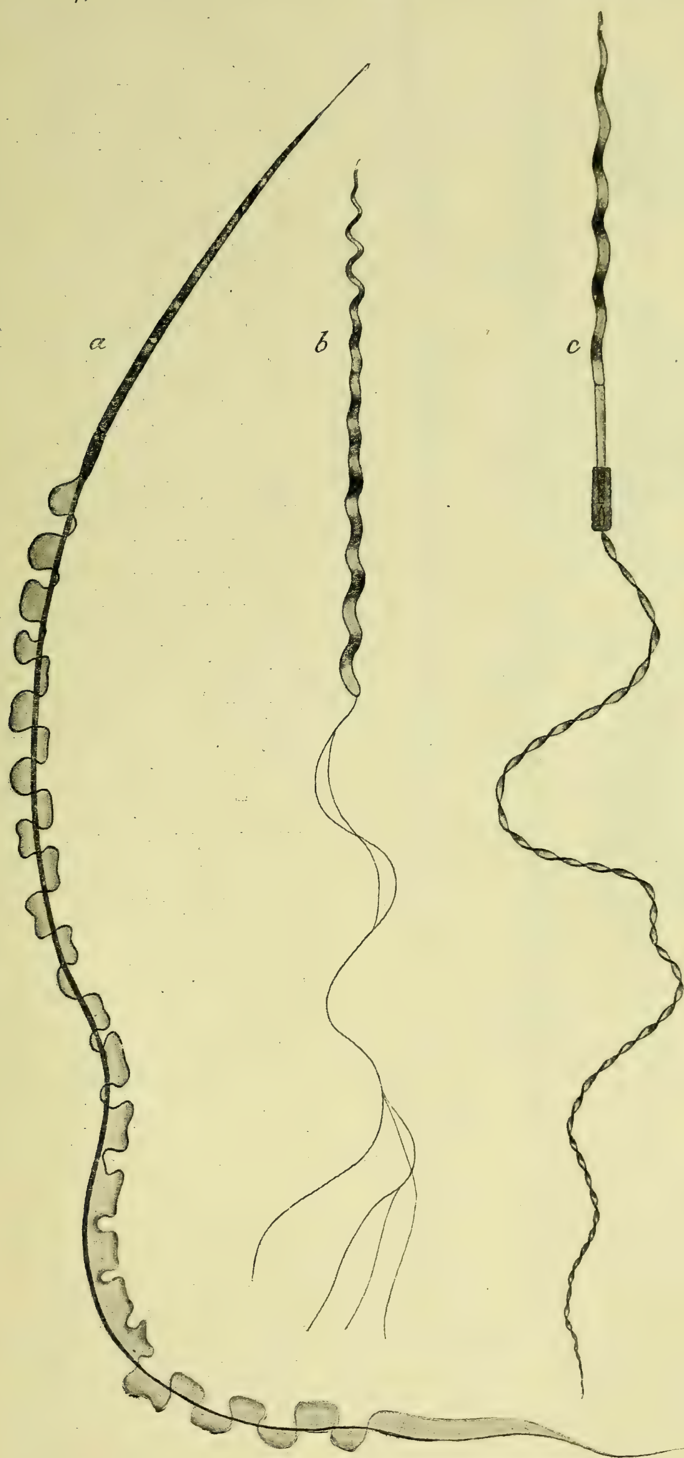
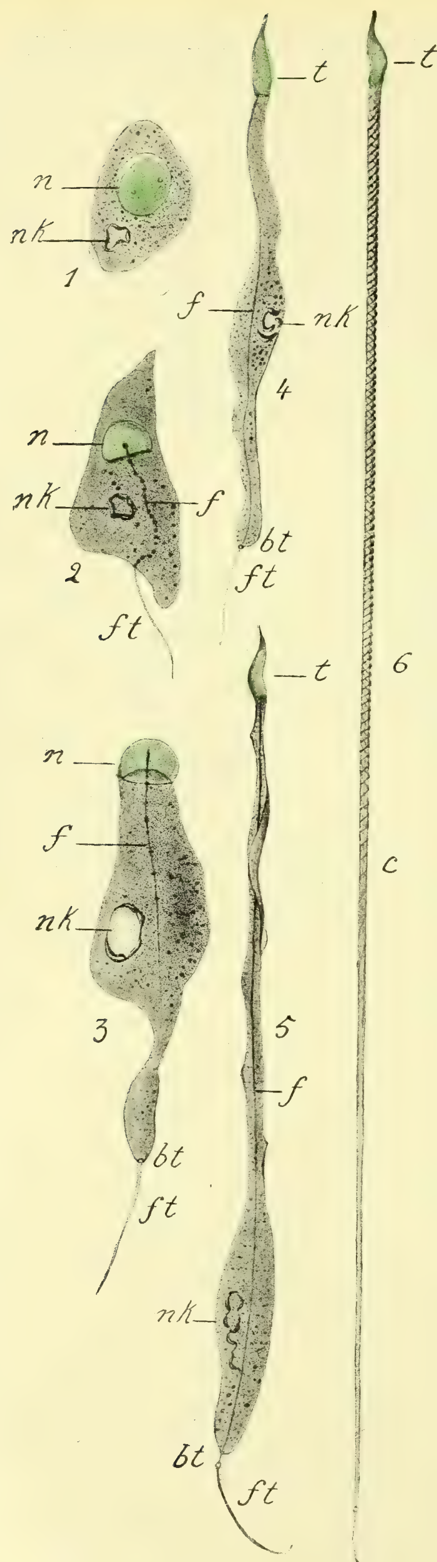


Fig. 701. — *Spermatozoïdes de : a*, Triton marmoratus. — *b*, Petobates fuscus. — *c*, Raja clavata D'après Ballowitz.



Blaireau, etc., BALLOWITZ).

La *queue* proprement dite fait suite à la pièce intermédiaire ; elle représente un flagellum plus ou moins long suivant les espèces animales; on lui distingue, comme nous l'avons vu, une *pièce principale*, ou segment moyen et un *segment terminal* court et très délicat. Elle est constituée par un filament axile, qui continue celui de la pièce intermédiaire et qui est recouvert d'une gaine cytoplasmique sur toute l'étendue de la pièce principale. Ce filament axile, d'aspect homogène à l'état frais, se montre constitué par un grand nombre de fibrilles accolées les unes contre les autres quand on examine des spermatozoïdes après macération prolongée (JENSEN, BALLOWITZ) ; il présente donc la structure caractéristique des fibres musculaires (voir p. 430).

La gaine cytoplasmique qui entoure la pièce principale peut être striée transversalement, ou montre une structure spiralée sur une certaine partie de son étendue (fig. 704). Dans les spermatozoïdes destinés à exécuter des mouvements natatoires, la pièce principale offre une disposition plus complexe. Chez le Triton, par exemple, sur le *filament axile principal* s'attache une

FIG. 702.— Spermatozoïde de *Helix nemoralis*

Pièce intermédiaire spiralée et histogenèse de la gaine spirale. 1 Jeune spermatide ; *n*, noyau, *nk*, nebenkern. 2, état plus avancé; *n*, noyau ; *f*, filament axile recouvert de granulations microsomateuses (mitochondria de BENDA) ; *ft*, filament terminal. 3, 4, 5, 6, stades ultérieurs de la spermiogenèse, torsion progressive de l'enveloppe cytoplasmique du filament axile ; *bt*, bouton terminal.

membrane mince, dont le bord ondulé est occupé par un *filament marginal* ; cette membrane disparaît, comme toute l'enveloppe cytoplasmique, au niveau de la pièce terminale (fig. 701, *a*). Chez le Crapaud, la queue est également constituée par deux filaments : l'un est court, épais, tendu le long de la tête spermatique, c'est le *filament de soutien* ; l'autre, plus délié, beaucoup plus long, ondulé, est relié au précédent par une membrane natatoire. C'est le *filament mobile*. Ils se réunissent l'un à l'autre au niveau de la partie postérieure de la tête (Broman) (fig. 691).

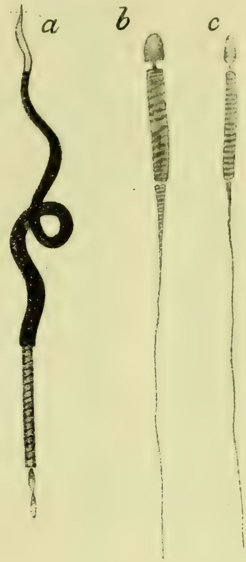


Fig. 703. — *Spermatozoïdes de : a,* Raja clavata (*tête et pièce intermédiaire*). — *b, c,* Vesperugo noctula.

Striation de la pièce intermédiaire D'après Ballowitz.

Article 4. — AUTRES FORMES DE SPERMATOZOIDES

A côté de ces formes de spermatozoïdes flagellés, on en observe beaucoup d'autres qui offrent les formes les plus variables. Un grand nombre de zoospermes ne possèdent pas d'appendice caudal. Tel est, par exemple, le spermatozoïde des Nématodes (*Ascaris megalocephala*), dont la forme est conique ; il renferme dans son extrémité étroite un corps allongé et réfringent (corps réfringent), et dans son extrémité basale et élargie une petite sphérule de chromatine qui représente le noyau (fig. 704, A).

Chez *Diplogaster*, les spermatozoïdes ont une structure hyaline au niveau de leur extrémité effilée, tandis que leur base élargie est remplie de fines granulations, à l'intérieur desquelles se trouve le noyau.

Fig 704. — *Spermatozoïdes :* A, d'*Ascaris megalocephala*. D'après van Beneden. — B, C, d'*Iulus sabulosus*. D'après Gilson.

Chez le Daphnide *Polyphemus*, les spermatozoïdes progressent uniquement grâce à leurs mouvements amiboïdes ; chez certains Myriapodes chilognathes (Iule), ils ont la forme d'un chapeau à deux bords (fig. 704, B, C).

Chez les Crustacés décapodes, ils consistent en un corps cellulaire arrondi, d'où partent un grand nombre d'expansions rigides, qui permettent à ces éléments de demeurer pendant longtemps entre les appendices de l'abdomen de la femelle (Brands) (fig. 705, A, B).

Article 5. — DOUBLES FORMES DE SPERMATOZOIDES

Nous avons vu qu'il existe chez certains Invertébrés (certains Gastéropodes et en particulier les Prosobranches, Insectes et Myriapodes) une double spermatogenèse qui conduit à l'élaboration de deux sortes de sperma-

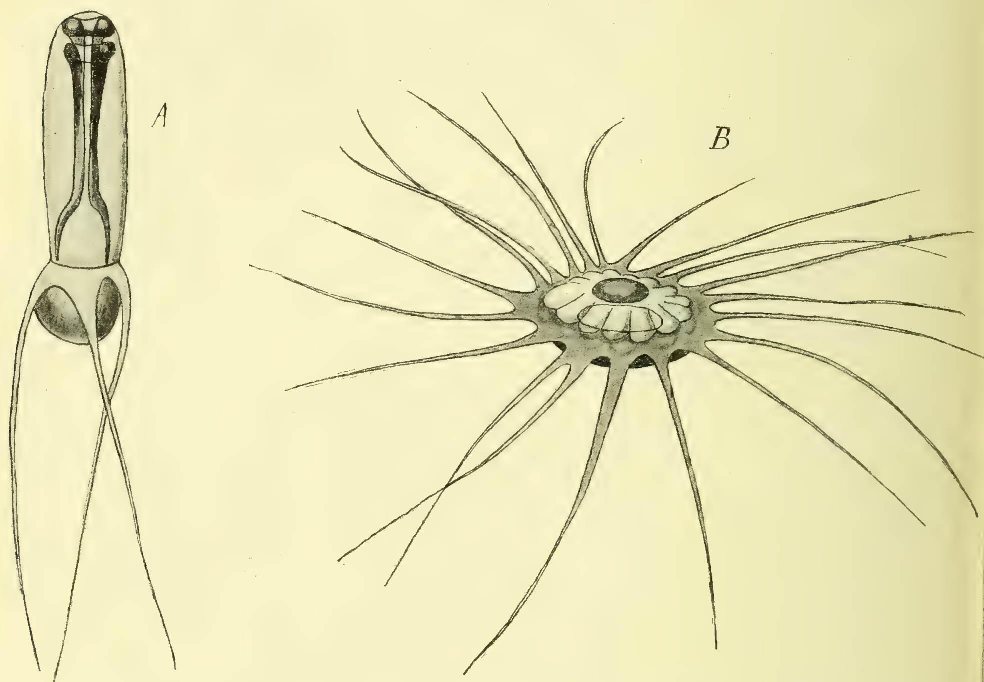


Fig. 705. — A, *spermatozoïde de* Homarus vulgaris. — B, d'Astacus fluviatilis. D'après G. Hermann.

tozoïdes. *Paludina vivipara* représente l'espèce la mieux étudiée à ce point de vue. Deux sortes de zoospermes très différents prennent simultanément naissance dans les ampoules séminifères de cet animal (fig. 706). Les uns sont de petite taille et très allongés; ils sont munis d'une tête longue, étroite et enroulée en tire-bouchon, d'une pièce intermédiaire courte et d'une queue effilée. Ce sont les *spermatozoïdes filiformes* (fig. 706, B); ils prennent naissance aux dépens des petites spermatides. Ils contiennent une quantité normale de chromatine, réduite après les deux divisions de maturation ; aussi peut-on les désigner sous le nom de *spermies eupyrènes* (Meves). Les autres sont environ deux fois plus longs et plus larges que les précédents. Ce sont des *spermatozoïdes vermiformes* (fig. 706, A). Ils sont constitués par une tête en forme de cloche et par une pièce intermédiaire très longue qui se termine en arrière par un faisceau de douze cils vibratiles ; cette pièce intermédiaire est formée par un cordon axial et une enveloppe palléale. Les cils vibratiles se développent sur les corpuscules centraux et issus de la division répétée des deux corpuscules centraux des

spermatocytes. La tête ne renferme qu'un seul chromosome; les autres sont

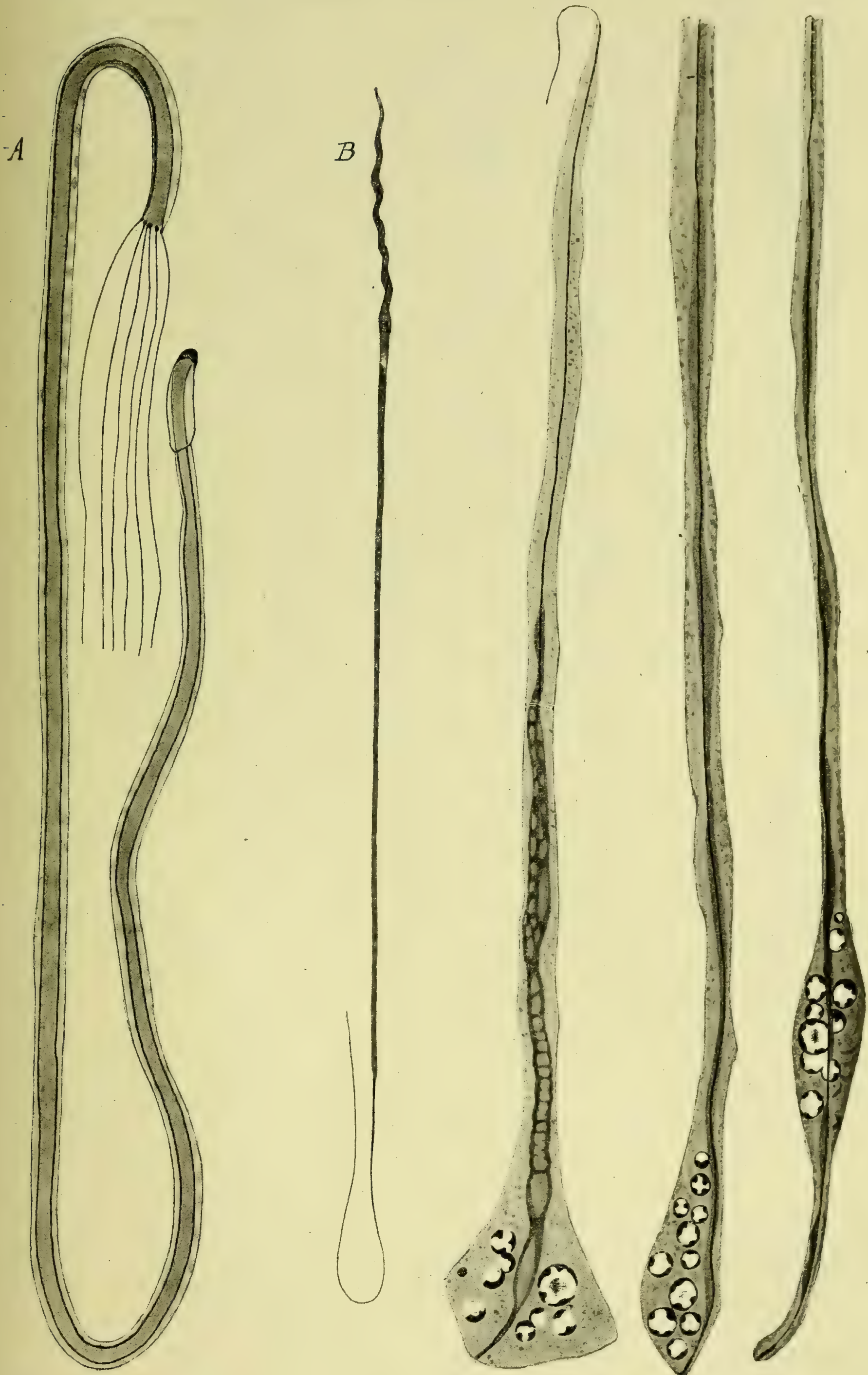


FIG. 706. — A, spermie oligopyrène. — B, spermie eupyrène de *Paludina vivipara*. × 300 env. D'après MEVES.

FIG. 707. — *Spermies apyrènes de* Pygæra bucephala *à trois phases différentes de leur histogenèse.* × 3.000 env. D'après MEVES.

éliminés pendant les divisions de maturation ; leur dénomination de spermies *oligopyrènes* est justifiée par le fait précédent (Meves).

Des faits analogues ont été découverts chez *Pygaera bucephala*. Certains cystes testiculaires de cet animal montrent une spermatogenèse normale qui conduit à l'élaboration de *spermies eupyrènes*. D'autres cystes, au contraire, renferment des spermatocytes qui s'arrêtent dans leur période d'accroissement, présentent deux mitoses successives qui s'écartent beaucoup des mitoses régulières, et donnent naissance à des spermatides qui se transforment en *spermies apyrènes* (fig. 707) : les noyaux des spermatides dégénèrent et les spermies sont constituées par un long flagellum caudal, dont l'extrémité antérieure est occupée uniquement par un corpuscule central.



Fig. 708. — *Scolopendra cingulata*. Spermatozoïdes : A, eupyrène. B, oligopyrène pendant leur métamorphose. × 1000.

Il existe également chez *Scolopendra cingulata* deux sortes de spermies dans les logettes testiculaires. Elles sont issues des deux lignées spermatogénétiques qui se distinguent, entre autres caractères, par la taille de leurs éléments constitutifs. Ces spermies sont de taille très différente, mais possèdent la même structure. La tête des spermatozoïdes de la grosse variété est au moins 4 à 5 fois plus riche en chromatine que celle des spermatozoïdes de la petite variété. Les premiers peuvent être désignés sous le nom de spermies *eupyrènes* et les seconds sous le nom de spermies *oligopyrènes*, comme chez *Paludina vivipara* (fig. 708).

Quant à la question intéressante de savoir quel peut bien être le rôle physiologique respectif de ces deux formes de spermatozoïdes, aucune réponse positive ne lui a encore été faite, et les auteurs en sont réduits à des hypothèses plus ou moins vraisemblables. Les uns admettent que les deux formes participent à la fécondation. On les retrouve l'une et l'autre dans le sperme éjaculé et autour de l'œuf dans la fécondation (Leydig). D'autres comparent les testicules caractérisés par les processus sus-indiqués aux glandes hermaphrodites et admettent que les zoospermes vermiformes de la Paludine doivent être considérés comme des œufs rudimentaires (v. Brunn, Kœhler). Meves ne se prononce pas sur cette question, mais il tend à croire que les deux formes ont chacune leur rôle et servent l'une et l'autre à la fé-

condation. Chez *Pygæra*, par exemple, le cytocentre des spermies apyrènes est peut-être susceptible, comme dans les cas expérimentaux étudiés par Boveri, de déterminer la segmentation de l'œuf mûr sans participation de la chromatine paternelle. Il se produirait ainsi une embryogenèse sans amphimixie. Des recherches ultérieures devront déterminer la valeur de ces hypothèses ; mais jusqu'ici la signification de ces doubles spermatogenèses et de ces deux sortes de zoospermes reste absolument mystérieuse.

CHAPITRE V

Ovogenèse et morphologie de l'œuf.

Dans leur ensemble, les processus ovogénétiques sont exactement parallèles à ceux de la spermatogenèse. Chez l'embryon, les éléments issus de la multiplication des cellules progerminatives se différencient à la suite de certaines transformations de leur noyau et de leur cytoplasma en ovogonies ; celles-ci se multiplient abondamment à leur tour et donnent naissance à des éléments-filles semblables à leurs cellules-mères. Ces ovogonies représentent le matériel cellulaire aux dépens duquel se constituent, chez l'adulte, les divers représentants de la lignée ovogénétique, comme les représentants de la lignée spermatogénétique se sont constitués aux dépens des spermatogonies.

Article premier. — OVOGENÈSE CHEZ L'ASCARIS MEGALOCEPHALA

L'étude de l'ovogenèse, chez l'*Ascaris megalocephala*, va nous permettre de tracer tout de suite les grandes lignes de ce processus. Les différentes phases de l'ovogenèse, dans cet objet, se suivent régulièrement tout le long du tube ovarien filiforme et de l'utérus ; comme dans le tube testiculaire du même animal, les éléments sexuels femelles y subissent progressivement leurs métamorphoses et leurs multiplications (van Beneden) ; aussi, grâce à cette disposition, pourrons-nous avec facilité interpréter les phases successives de l'ovogenèse et comprendre leur signification. Il nous sera facile ensuite d'y rapporter les résultats, en apparence plus complexes, et quelquefois difficilement analysables, obtenus dans beaucoup d'autres objets, en particulier chez les Vertébrés supérieurs et notamment chez les Mammifères.

Au niveau de l'extrémité distale d'un tube ovarien d'*Ascaris*, on rencontre un grand nombre de petites cellules caractérisées par un noyau proportionnellement volumineux par rapport aux dimensions du cytoplasma ;

ce sont les *ovogonies* (fig. 709). Celles-ci se multiplient abondamment et donnent naissance à un grand nombre d'ovogonies-filles. Le territoire du tube ovarien où se manifestent ces processus est désigné sous le nom de *zone germinative*, et la période pendant laquelle ils se réalisent est désignée sous le nom de *période germinative*. Les cellules-filles de la dernière génération d'ovogonies, à la suite de remaniements profonds de leur noyau et de leur cytoplasme et, en particulier, à la suite d'une accumulation considérable de matériel deutoplasmique, se transforment en cellules volumineuses, les *ovocytes de premier ordre* (fig. 710). La période ovogénétique, au cours de laquelle la cellule amasse les réserves nutritives nécessaires au développement du futur embryon, est désignée sous le nom de *période d'accroissement*, comme la zone du tube ovarien où se produisent de tels phénomènes est dite *zone d'accroissement*.

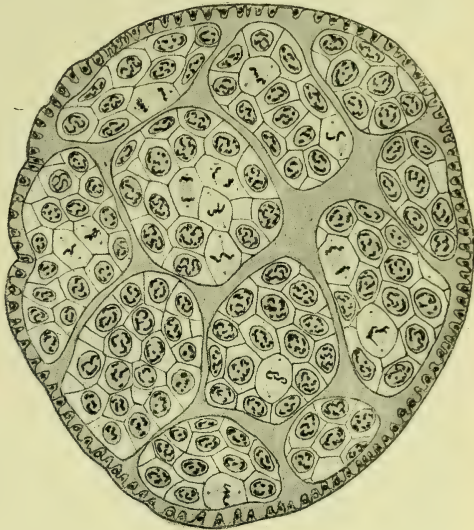


Fig. 709. — *Coupe transversale d'un tube ovarien d'*Ascaris *passant au milieu de la zone germinative.*

On y voit des ovogonies dont un grand nombre sont en cytodiérèse. × 350.

A cette période fait suite celle des *divisions réductionnelles* ou de *maturation*. L'ovocyte de premier ordre se divise deux fois de suite en donnant naissance à quatre cellules ; l'une de ces quatre cellules conserve toute la réserve deutoplasmique de l'ovocyte de premier ordre : c'est *l'œuf mûr* ; les trois autres cellules (qui d'habitude existent seulement au nombre de deux) représentent des œufs rudimentaires ou abortifs. Ce sont les *globules polaires* ou *corpuscules de direction*. A la suite de ces deux divisions, l'œuf mûr renferme seulement la moitié du nombre de chromosomes caractéristique de l'espèce.

Dans l'ovocyte de premier ordre sur le point de se diviser, la substance chromatique du noyau, appelé *vésicule germinative* dans la cellule reproductrice femelle, se dispose sous la forme de bâtonnets courts et par groupes de quatre (fig. 711, A). Ceux-ci sont désignés sous le nom de *groupes quaternes* ou *tétrades*. On compte un seul groupe quaterne dans la variété *Ascaris megalocephala univalens* ; on en compte deux au contraire dans la variété *bivalens*. Nous prendrons pour exemple les divisions de maturation dans la première variété. Les quatre bâtonnets se placent tout d'abord au niveau de l'équateur d'un fuseau constitué aux dépens de la charpente lininienne du noyau (fig. 711, B). Ils sont disposés par groupes de deux (*dyades*), respectivement situés au-dessus et au-dessous de l'équateur fusorial. Ces dyades s'écartent ensuite l'une de l'autre et gagnent les extrémités du fuseau (C). Le groupe le plus externe se rapproche ainsi progressivement de la face interne de la membrane cellulaire qui se soulève bientôt

en une saillie de plus en plus accentuée. Les deux chromosomes de la dyade externe et la moitié du fuseau s'engagent dans cette saillie protoplasmique ; elle se sépare bientôt du reste de l'œuf après la formation d'une plaque fusoriale sur les fibres d'union qui se sont développées entre les chromosomes pendant l'ascension polaire (D). La division des ovocytes de premier ordre est alors terminée ; elle a donné naissance à deux cellules-

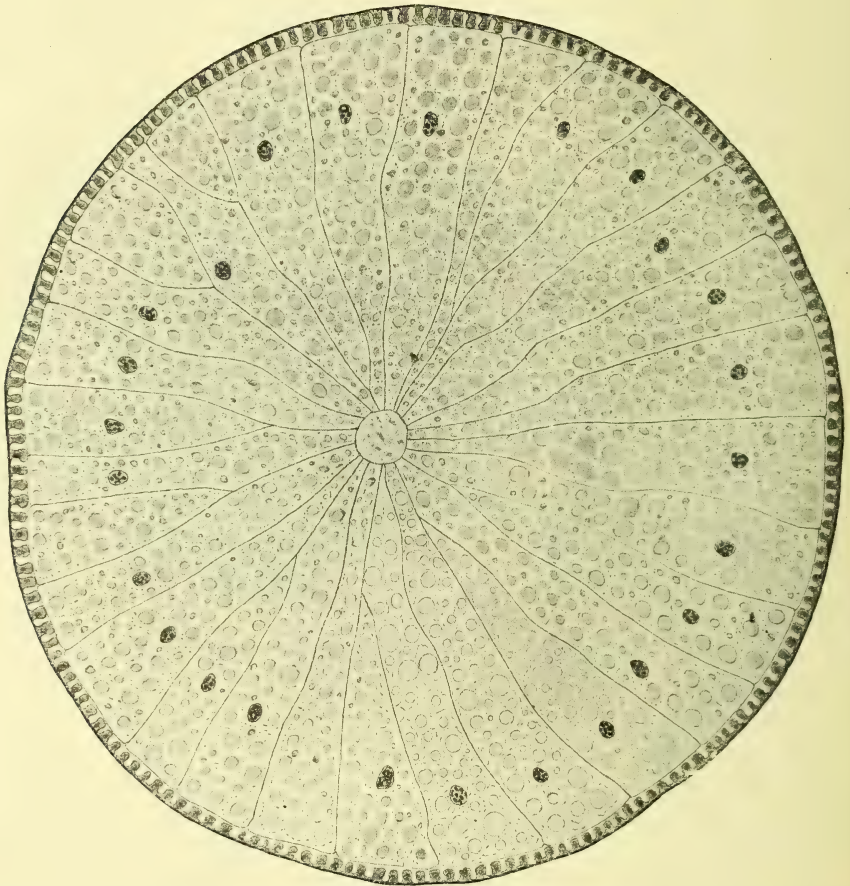


Fig. 710. — *Coupe transversale d'un tube ovarien d'*Ascaris megalocephala *passant au milieu de la zone d'accroissement.*

Les ovocytes, déjà chargés d'une certaine quantité de matériel vitellin, sont orientés radiairement autour d'une colonne protoplasmique centrale. × 400.

filles renfermant chacune deux chromosomes : l'une de ces cellules est très volumineuse : c'est *l'ovocyte de deuxième ordre* (D, *ov.* 2); l'autre, très petite, formée d'une faible quantité de cytoplasme ovulaire, de deux chromosomes et de la moitié du fuseau, représente un petit disque lenticulaire appliqué sur la surface de sa cellule-sœur. C'est le premier *globule polaire* ou *premier corpuscule de direction* (D, 1er *glp.*).

Les deux chromosomes demeurés dans l'ovocyte de deuxième ordre s'entourent aussitôt d'une masse plasmatique granuleuse, dont la substance

constitue un second fuseau cytodiérétique ; chacun des deux chromosomes de la dyade se dispose respectivement au-dessus et au-dessous du plan équatorial du fuseau et en direction perpendiculaire sur ce plan ; puis ils s'écartent l'un de l'autre au cours de l'anaphase de la division (F). Le chromosome périphérique soulève la membrane cellulaire, s'introduit dans cette évagination avec une faible quantité de cytoplasme et la moitié de la sub-

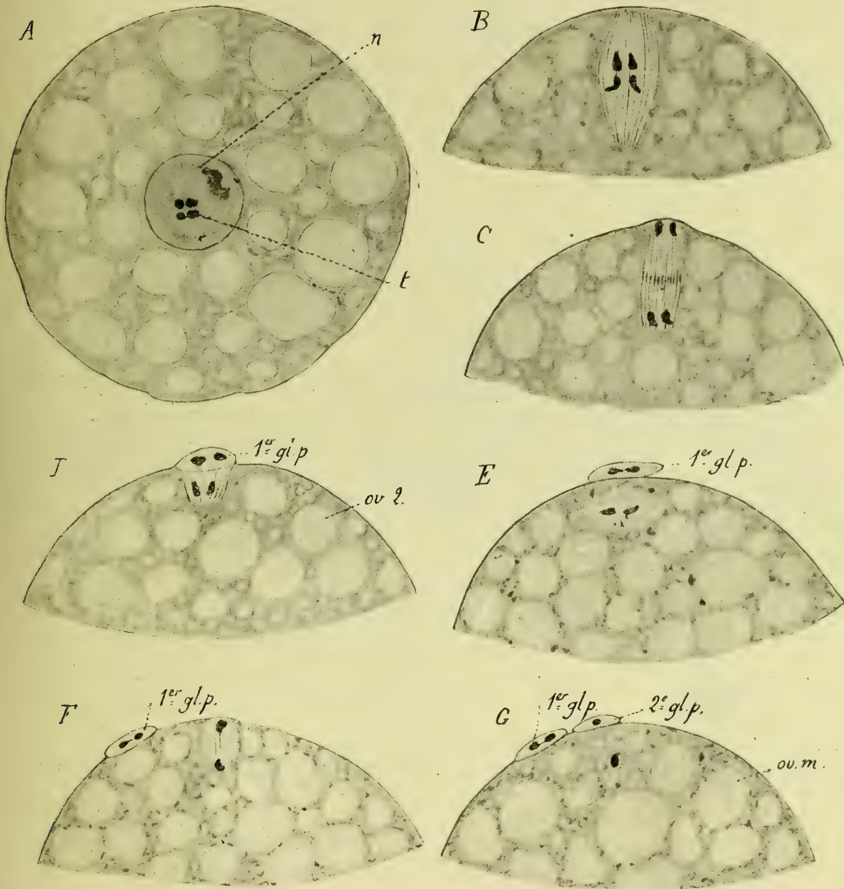


FIG. 711. — *Période de maturation chez l'*Ascaris megalocephala univalens.

A, ovocyte de premier ordre ; dans le cytoplasme vacuolaire et chargé de deutoplasma, on remarque un noyau (*n*), dont la chromatine s'est disposée en une tétrade (*t*). — B, après s'être rapproché de la périphérie, le noyau a constitué aux dépens de sa charpente achromatique un fuseau sur la région équatoriale duquel s'est disposée la tétrade. — C, anaphase. Les dyades ont gagné les extrémités du fuseau. Au niveau de l'équateur des fibres fusoriales, on remarque l'ébauche de la plaque fusoriale. — D, fin de la division. 1er *glp*, premier globule polaire qui renferme la dyade externe. *ov*, 2, ovocyte de deuxième ordre avec la dyade interne. — E, prophase de la deuxième division de maturation. Le deuxième fuseau de direction est orienté parallèlement à la surface de l'ovocyte de deuxième ordre. La dyade se dispose au niveau de l'équateur de ce dernier. — F, anaphase. Le fuseau est orienté perpendiculairement à la surface de l'ovocyte. Fin de l'ascension polaire. — G, fin de la deuxième division de maturation. 2e *glp*, deuxième globule polaire. *ovm*, ovule ou œuf mûr avec un seul chromosome. × 1.000.

stance fusoriale ; une fine membrane se forme ensuite et isole les cellules-filles de l'ovocyte de deuxième ordre qui représentent *l'œuf mûr* (G, *ovm.*) et le *deuxième globule polaire* (G, 2e *glp.*). Le chromosome demeuré dans

l'œuf quitte sa situation périphérique et se transforme bientôt en un réticulum chromatique qui s'entoure d'une membrane ; c'est le noyau de l'œuf mûr ou *pronucléus femelle.* Chez l'*Ascaris* de la variété *univalens*, ce pronucléus est donc constitué par la substance d'un seul chromosome ; et comme le nombre deux représente la somme des chromosomes caractéristique de l'espèce, ce nombre a donc été réduit de moitié.

Dès à présent, il est facile de constater le parallélisme absolu qui existe, chez l'*Ascaris*, entre la spermatogenèse et l'ovogenèse à toutes les périodes de l'évolution des produits sexuels; chaque période trouve son correspondant dans le cycle du sexe opposé. Ce parallélisme a d'ailleurs été mis en lumière par VAN BENEDEN et O. HERTWIG et se trouve nettement démontré dans le schéma ci-contre. La différence essentielle qui existe entre les deux processus consiste dans l'accumulation par l'œuf du matériel deutoplasmique, emmagasiné en quantité plus ou moins considérable pendant la longue période d'accroissement, et réservé à une seule des quatre cellules petites-filles de l'ovocyte de premier ordre pour la nutrition ou futur embryon (fig. 712).

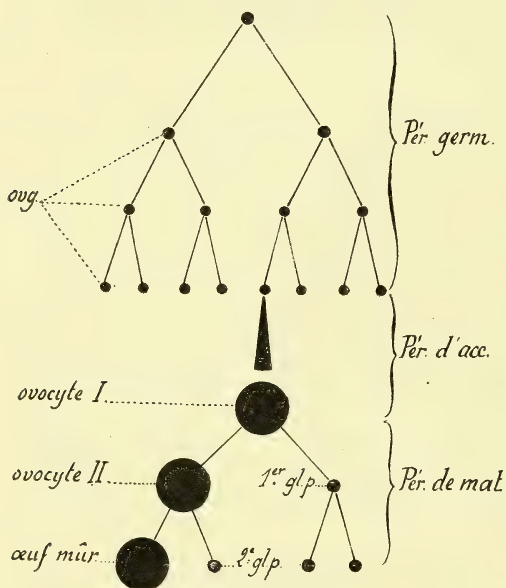


FIG. 712. — *Pér. germ.*, période germinative. — *ovg*, ovogonies. — *pér. d'acc.*, période d'accroissement. — *pér. de mat.*, période de maturation. — *gl. p.*, globules polaires.

On retrouve la même facilité dans l'interprétation du cycle ovogénétique dans tous les ovaires constitués suivant le type d'un organe tubulaire à l'intérieur duquel les éléments se succèdent dans l'ordre sus-indiqué. Un autre exemple remarquable se rencontre chez les Copépodes (*Canthocamptus*, HÆCKER) et les Ostracodes (*Cypris*, WOLTERECK). Chez *Canthocamptus*, HÆCKER a trouvé, au fond du boyau ovarique bigéminé à son extrémité distale, une zone de cellules remarquables par leurs faibles dimensions et la chromaticité particulière de leurs noyaux. Ce sont les *cellules progerminatives*. Celles-ci donnent naissance à des cellules-filles qui, après certaines modifications caractérisées surtout par l'augmentation du volume de leurs noyaux et la différenciation à l'intérieur de ceux-ci d'un réticulum chromatique, se divisent et donnent naissance d'une part à des *ovogonies* et d'autre part à une seconde catégorie cellulaire, les *cellules abortives*. A partir de ce moment, les ovogonies commencent à augmenter de volume et à se transformer en ovocytes, dont le cytoplasme se charge de matériel vitellin (fig. 713). Les cellules abortives, cellules-sœurs des éléments sexuels, présentent dans d'autres objets un développement remarquable et

une différenciation spécifique qui leur fera attribuer le rôle de *cellules nourricières*. Les divisions de maturation se produisent après la ponte des œufs. Nous retrouvons donc ici la même succession de formes cellulaires et les mêmes processus que chez l'*Ascaris megalocephala*.

Article 2. — L'OVOGENÈSE EN GÉNÉRAL

Il n'en n'est pas de même chez les Métazoaires plus élevés dans la série animale et surtout chez les Vertébrés, où l'ovaire présente une structure

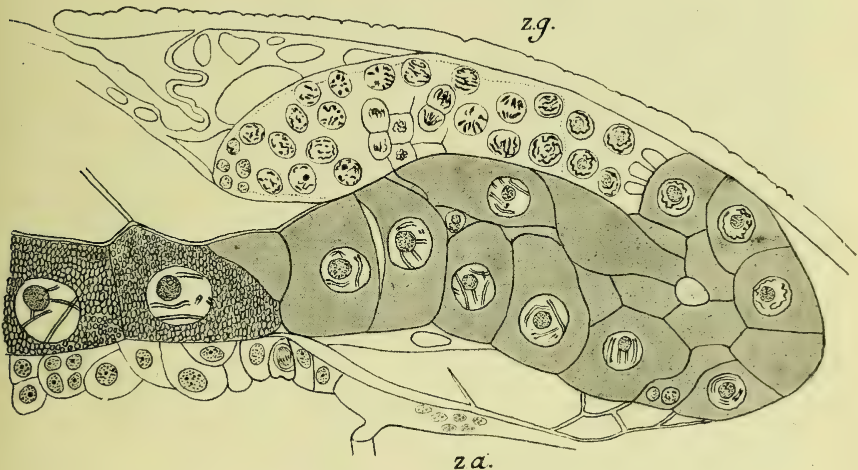


Fig. 713. — *Coupe longitudinale d'un ovaire de* Canthocamptus.

zg, zone germinative avec des ovogonies en voie de multiplication. — *za*, zone d'accroissement; les ovocytes augmentent de volume, puis accumulent des granulations vitellines. D'après Hæcker.

complexe, enchevêtrée, et où le cycle ovogénétique peut se prolonger depuis le début de l'organogenèse de la glande génitale jusqu'à la maturité sexuelle.

A. **Période germinative et origine des ovogonies.** — Chez beaucoup d'animaux, le problème de l'origine des ovogonies se complique à cause de la dualité de formes cellulaires que l'on rencontre dans l'ébauche génitale femelle. Comme nous l'avons vu à propos de la spermatogenèse, cette ébauche nous montre, dès sa formation, deux espèces de cellules, les *grandes* et *les petites cellules germinatives*. Telle est la structure de l'épithélium germinatif chez les Vertébrés supérieurs et de la glande sexuelle primordiale chez les Batraciens. D'après l'opinion classique, seules les grandes cellules germinatives représentent les ascendants des ovogonies. Au contraire, d'après certaines recherches récentes, les petites comme les grandes cellules germinatives peuvent leur donner naissance (Winiwarter chez le Lapin; M. Bouin, chez *Rana*; Schmidt, chez les Sélaciens, etc.).

Chez les Batraciens, d'après M. Bouin, les grandes cellules germina-

tives de la glande génitale primordiale sont bourrées de matériel deutoplasmique qu'elles digèrent peu à peu ; elles se transforment ainsi en cellules plus petites, *les ovules primordiaux*, qui se multiplient activement et fournissent un grand nombre de cellules-filles groupées en amas. Ce sont *les nids d'ovogonies* (fig. 714). Mais ces mêmes ovules primordiaux peuvent également se différencier aux dépens des petites cellules germinatives. Elles augmentent de volume, leur noyau s'arrondit, teur cytoplasme se délimite par une membrane nette ; puis elles se divisent activement et donnent ainsi naissance à des nids d'ovogonies.

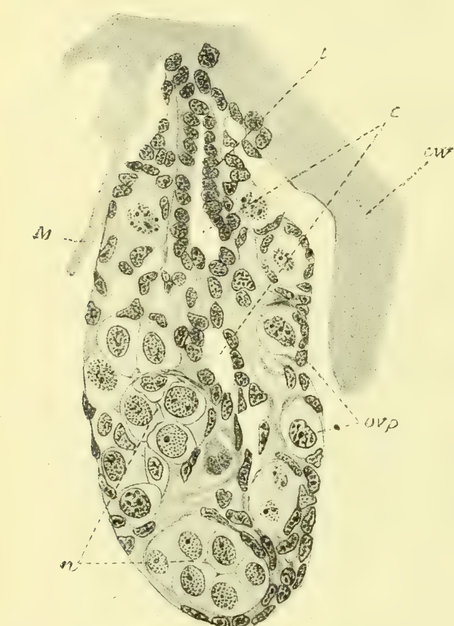


FIG. 714. — *Têtard de* Rana temporaria, *long de 35 millimètres.*

ovp, ovules primordiaux. — *n*, nids d'ovogonies constitués à la suite des multiplications des ovules primordiaux. — *cW*, corps de Wolff. — *c*, cavités médullaires bordées d'un épithélium *t*.— *m*, mésentère. D'après M. BOUIN. × 340.

Chez les Vertébrés supérieurs, on admet généralement que les grandes cellules germinatives (ovules primordiaux, WALDEYER) de l'épithélium germinatif donnent seules naissance aux ovogonies à la suite de nombreuses multiplications cytodiérétiques. D'après les recherches récentes de WINIWARTER chez le Lapin, il n'existe pas de distinction originelle entre les grandes et les petites cellules germinatives, et il n'y a pas lieu d'opposer l'une à l'autre ces deux formes cellulaires. Pendant la première période de l'ontogenèse de la glande, les petites cellules germinatives se multiplient activement et constituent de la sorte un matériel cellulaire abondant, dont une partie est destinée à subir ultérieurement la transformation ovogénétique et dont l'autre conserve le caractère d'éléments accessoires. Dans cet objet, et il en est sans doute de même chez la plupart des Vertébrés supérieurs, il est impossible de faire la diagnose précoce des cellules souches ou ovogonies. On distingue seulement les futures cellules sexuelles des cellules accessoires ou nourricières quand elles commencent à augmenter de volume et à montrer dans leurs noyaux toute une série de transformations caractéristiques. D'ailleurs, à ce stade, on n'a plus affaire à des ovogonies proprement dites, mais à des ovogonies de transition ou à de jeunes ovocytes au début de leur période d'accroissement.

Pendant que se réalisent ces transformations cellulaires, il se constitue aux dépens de l'épithélium germinatif des amas de cellules qui, à la suite de leur prolifération active, s'invaginent dans le tissu mésenchymateux sous-jacent. Ce sont les *cordons de* PFLÜGER (fig. 715). Ces cordons sont ensuite cloisonnés par des tractus de tissu conjonctif embryonnaire, qui forment de la sorte une série de logettes ou *thèques folliculaires* ; à leur

intérieur on observe, dans la grande majorité des cas, un seul ovocyte jeune et quelques petites cellules germinatives ou *cellules folliculeuses*. La thèque conjonctive, l'ovocyte et les cellules folliculeuses constituent dans ces conditions un *follicule ovarien* ou follicule de DE GRAAF jeune.

A partir de ce moment, le matériel ovogonique est constitué et la période germinative a pris fin. Chez les Métazoaires inférieurs et quelques Métazoaires supérieurs, les divisions des ovogonies se renouvellent périodiquement pendant l'activité sexuelle de l'individu ; après chaque ponte elles reconstituent le matériel cellulaire aux dépens duquel se différencient les nouveaux ovocytes. Tel est le cas chez les Invertébrés et chez quelques Vertébrés comme les Poissons, les Batraciens, et en général chez tous les animaux qui pondent annuellement un très grand nombre d'œufs.

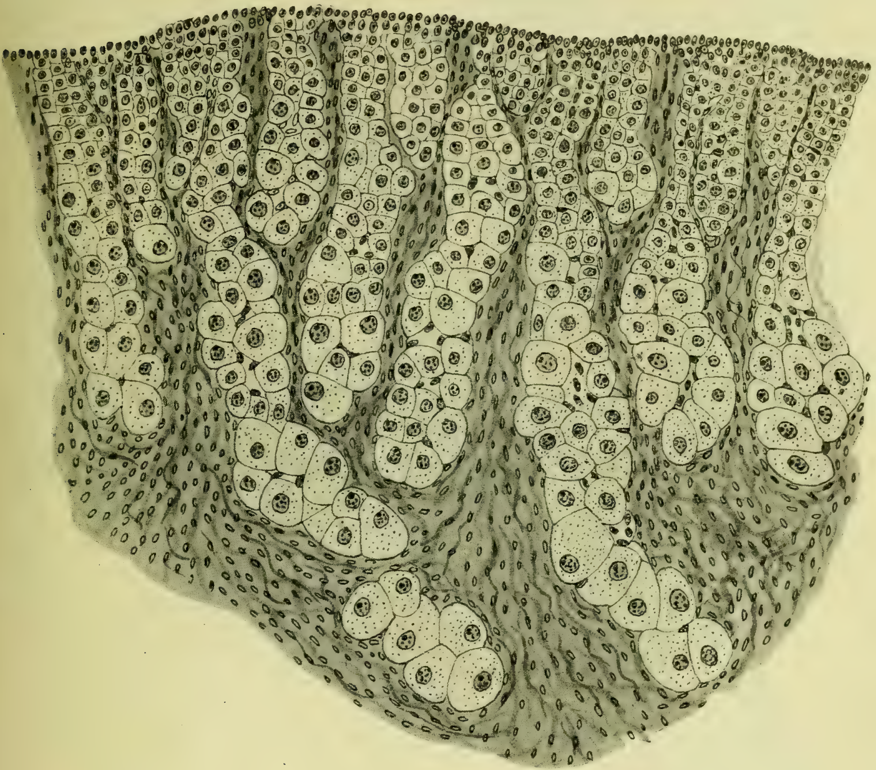


FIG. 715. — *Epithélium germinatif et cordons de* PFÜLGER *chez une jeune Chatte de trois jours.* × 250

Chez les Vertébrés supérieurs, au contraire, les Mammifères notamment, la glande génitale prépare une fois pour toutes et au début de l'ontogenèse de la glande sexuelle, tous les éléments souches qui seront nécessaires pendant l'activité sexuelle de l'organisme. Mais l'accord n'est pas fait à ce sujet. Pour WALDEYER, dans l'espèce humaine, il se différencie de nouvelles ovogonies jusqu'à la fin de la deuxième année de la vie. Cette différenciation est terminée beaucoup plus tôt chez le Lapin, d'après WINIWARTER,

où elle ne s'étend pas au delà de 10 jours après la naissance. D'après VAN BENEDEN, chez quelques Mammifères, comme la Chauve-Souris, la période germinative pourrait se prolonger pendant toute la durée de la vie génitale.

B. **Période d'accroissement. Formation des ovocytes de premier ordre.** — Pendant cette période, comme nous l'avons vu chez l'*Ascaris*, l'ovogonie change peu à peu d'aspect morphologique ; elle se transforme en un élément volumineux par l'accumulation, en quantité plus ou moins grande, du matériel deutoplasmique nécessaire au premier développement ou au développement complet du futur organisme.

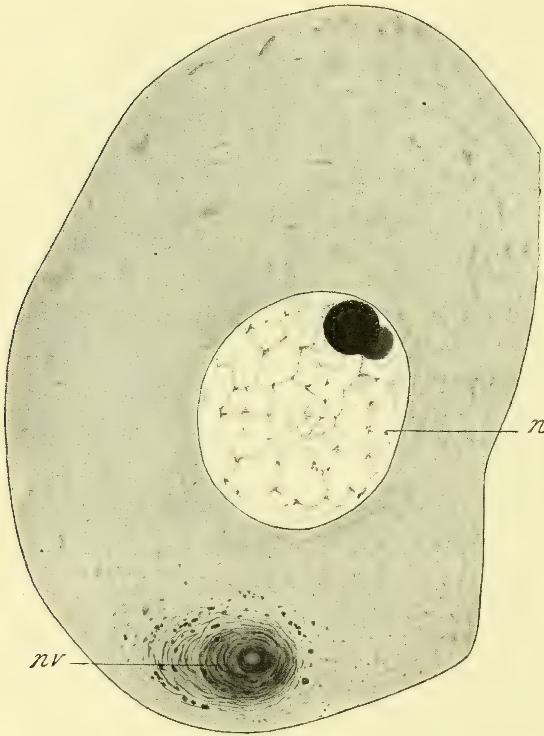


FIG. 716. — *Ovocyte de* Tegenaria domestica L. *n*, noyau. — *nv*, noyau vitellin dans le cytoplasme. × 800.

Les transformations subies par la cellule sexuelle femelle sont variables suivant les espèces animales et portent aussi bien sur le noyau que sur le cytoplasme.

a) *Transformations cytoplasmiques.* — Les ovocytes peu avancés dans leur période d'accroissement et non encore pourvus de matériel vitellin présentent le plus souvent dans leur cytoplasme une formation énigmatique qui, depuis longtemps, a exercé la sagacité des morphologistes. C'est la *vésicule embryogène* ou *noyau vitellin* de BALBIANI. Ce corps est particulièrement net chez certaines Araignées où on l'a découvert et le mieux étudié (VON WITTICH, BALBIANI, etc.). Il est constitué, chez la Tégénaire, par une vésicule centrale, délicate, transparente, et par une zone périphérique formée d'une série de lamelles concentriques emboîtées les unes sur les autres (fig. 716). La vésicule centrale montre quelquefois un corps plus foncé, qui renferme lui-même plusieurs corpuscules fortement colorés. Des amas de granulations apparaissent souvent autour du corps vitellin et s'étendent plus ou moins loin dans le cytoplasme de l'ovocyte.

Le corps vitellin a été retrouvé dans un très grand nombre d'ovocytes, où il présente des caractères morphologiques extrêmement variables. Chez les Myriapodes (*Geophilus longicornis*) il est constitué également par une vésicule et des lames concentriques entourées elles-mêmes d'une irradiation nette semblable à une figure astérienne (BALBIANI) (fig. 717). Il offre

une disposition analogue chez *Limulus* (Munson) ; sa forme est allongée et filamenteuse chez *Cymogaster aggregatus* (Hubbard) ; rubanée chez une Araignée dipneumone et chez un Myriapode chilopode, *Scutigera coleoptrata* (Carlo-Bisogni). Il présente l'aspect d'une masse granuleuse semi-lunaire et juxtanucléaire chez *Alloobophlora fœtida* (K. Foot) ; celle d'une coiffe, puis d'un anneau périnucléaire chez les Diplopodes (Nemec). Chez *Rana*, il figure une masse granuleuse et allongée, fortement colorable par les réactifs cytoplasmiques et située à une certaine distance de la vésicule germinative, qu'elle entoure plus ou moins complètement



Fig. 717.

n, noyau. — *nv*, noyau vitellin dans l'ovocyte de Geophilus longicornis. D'après Balbiani, fig. empruntée à Wilson.

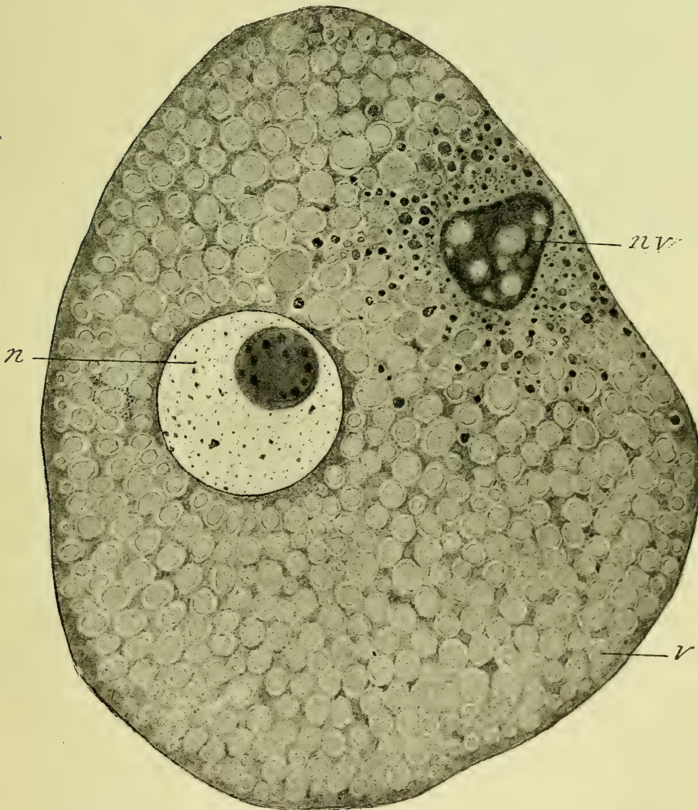


Fig. 718. — *Noyau vitellin dans l'ovocyte d'un* Phalangium sp.

n, noyau. — *nv*, noyau vitellin. — *v*, enclaves vitellines. × 600.

(fig. 719). Chez le Rat et le Cobaye, les jeunes ovocytes renferment à côté

de leur vésicule germinative un corps vitellin arrondi nettement circonscrit et comparable à un globule sanguin (HENNEGUY).

Cet organite cellulaire suit souvent une évolution particulière et parallèle au développement progressif du jeune ovocyte ; elle a été bien suivie par CH. VAN BAMBECKE chez le *Pholcus phalangioïdes* et par VAN DER STRICHT chez l'Araignée et la Femme. Dans le très jeune ovocyte de *Pholcus*, VAN BAMBECKE a vu apparaître le corps vitellin à côté du noyau sous la forme d'un granule colorable comme la substance chromatique. Quand l'œuf augmente de volume, le corps vitellin augmente, lui aussi, de dimensions et prend la forme d'un croissant, puis d'un anneau périnucléaire. Puis il se désagrège en petites masses irrégulières qui ne tardent pas à se transformer en sphérules graisseuses. En même temps, apparaissent dans le cytoplasme de nombreuses granulations deutoplasmiques, à la formation desquelles semblent participer, du moins indirectement, les sphérules graisseuses issues de la métamorphose du corps vitellin. L'auteur en conclut que ce dernier intervient dans la formation du vitellus nutritif (fig. 720).



FIG. 719. — *Corps vitellin semi-lunaire dans un ovocyte en voie d'accroissement de* Rana temporaria D'après une préparation de M. BOUIN. × 600.

Une semblable évolution du corps vitellin a d'ailleurs été signalée dans un grand nombre d'autres objets (1). Beaucoup d'auteurs ont vu le corps vitellin apparaître à côté de la vésicule germinative sous la forme d'un petit corps chromatique arrondi ou semi-lunaire ; ils signalent ensuite son augmentation de volume, son écartement de la membrane nucléaire et sa désagrégation en fragments de plus en plus petits, qui contribuent directement ou indirectement à la formation du matériel deutoplasmique.

L'histoire de l'évolution du corps vitellin nous amène donc naturellement à envisager le problème de son origine et de sa signification. On ne possède guère de données précises sur son origine. Beaucoup d'auteurs lui attribuent une origine nucléaire. Chez la *Tégénaire*, il prendrait naissance aux dépens d'un bourgeonnement de la vésicule germinative (BALBIANI) ; chez un Téléostéen, le *Syngnathus acus*, il apparaîtrait sous la forme d'un corpuscule colorable en contact avec la vésicule germinative (HENNEGUY,

(1) Par exemple, HUBBARD chez *Cymogaster*, HENNEGNY chez *Cyngnatus*, CALKINS et MISS FOOT chez le Ver de terre, NEMEC chez certains Diplopodes, MUNSON chez *Limulus*, WOLTERECK chez *Cypris*, etc.

Calkins) ; il dériverait du noyau par expulsion d'une partie du réticulum chromatique chez *Lumbricus* (Calkins). Il est des cas cependant où une telle origine ne peut être invoquée. D'après Jordan, les corps vitellins, chez *Lacerta*, se différencient dans le cytoplasme et ne montrent jamais aucune relation avec le noyau. Même observation chez *Limulus*, d'après Munson.

La signification physiologique et morphologique du corps vitellin est aussi obscure que sa genèse. On l'a alternativement considéré, au point de vue de sa fonction intracellulaire, comme le centre de formation des éléments nutritifs de l'œuf ou comme un amas de matériaux de réserve qui seraient utilisés pendant la croissance de ce dernier. Nous ne pouvons entrer ici dans les nombreuses controverses élevées à ce sujet ; d'après ce que nous avons vu à propos de son évolution, on

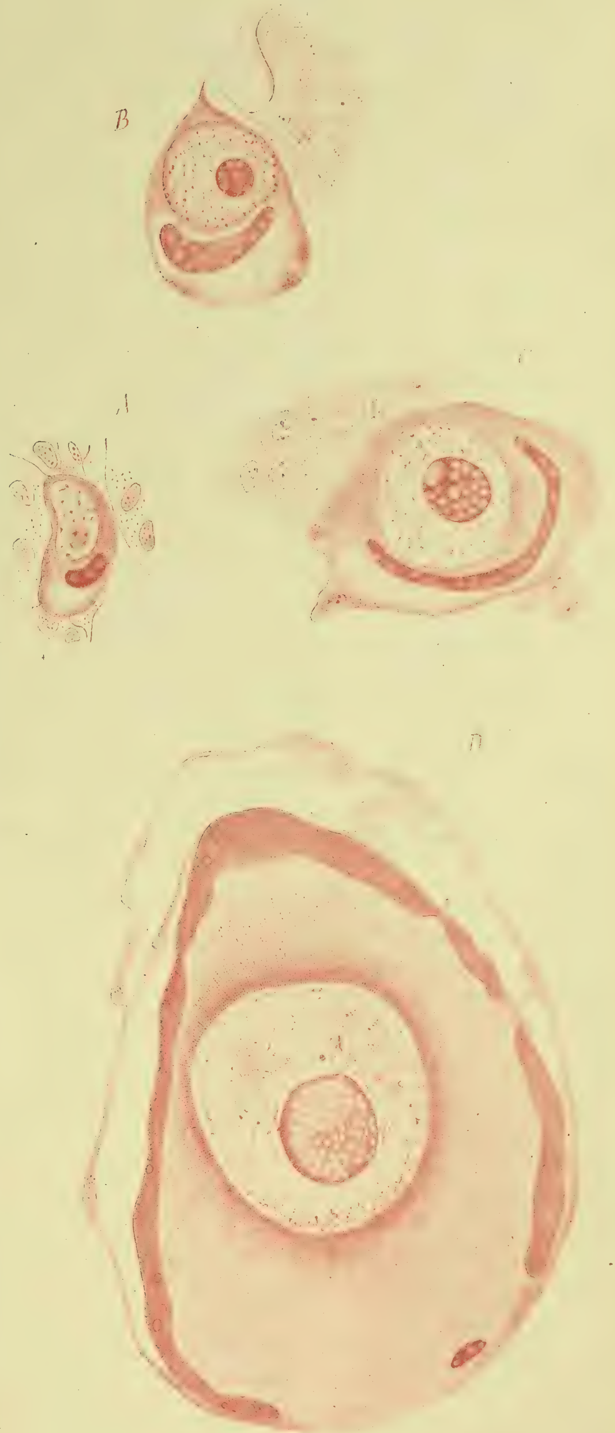


Fig. 720. — *Corps vitellin dans l'ovocyte en voie d'accroissement du* Pholcus phalangioïdes.

A, Ovocyte jeune. Le corps vitellin représente un granule colorable situé à côté du noyau. — B, ovocyte plus développé. Le corps vitellin prend la forme d'un croissant. — C, stade qui précède immédiatement la désagrégation du corps vitellin en sphérules deutoplasmiques. D'après van Bambecke.

peut le considérer comme un centre de formation directe ou indirecte des éléments vitellins. C'est là, semble-t-il, l'hypothèse la plus vraisemblable (VAN BAMBECKE, VAN DER STRICHT).

On est moins renseigné encore au sujet de sa signification morphologique. BALBIANI le considère comme le centrosome de l'œuf qui aurait subi une dégénérescence hypertrophique ; HENNEGUY l'assimile au macronucléus des Infusoires ciliés ; MUNSON, à cause de ses caractères morphologiques, l'a identifié avec la sphère attractive. Des objections sérieuses peuvent être faites à ces manières de voir.

Nous rappellerons qu'à la suite de leurs recherches sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et de l'ovocyte d'un Echinoderme, l'*Asterina gibbosa*, M. et P. BOUIN ont découvert, dans ces éléments, des filaments qui présentent une évolution caractéristique et une réaction spécifique vis-à-vis des réactifs nucléaires. VAN DER STRICHT vient de faire des observations analogues chez une Chauve-souris, *Vespertilio murinus* ; il donne à ces filaments le nom de chromosomes cytoplasmiques, à cause de leur coloration par les réactifs nucléaires. Il est difficile de saisir les rapports qui existent entre ces formations et le corps vitellin de BALBIANI. Les premiers auteurs ont émis l'hypothèse que, dans tous ces cas, il s'agit d'un protoplasme spécial, analogue à celui des éléments glandulaires pendant la période de leur activité sécrétoire. Il présente, en effet, les mêmes caractères morphologiques dans les deux ordres de cellules, et paraît jouer un rôle identique pendant la période de grande activité glandulaire (CH. GARNIER). Ces auteurs l'ont défini *Ergastoplasma*, pour caractériser le rôle probable qu'il joue dans le métabolisme cellulaire. A. PRENANT, dans un travail d'ensemble, s'est rallié à cette manière de voir; il a rattaché ces différenciations protoplasmiques de l'œuf avec celles que l'on rencontre dans un grand nombre d'autres cellules et en particulier dans les cellules glandulaires, et en a fait un protoplasme spécifiquement actif, le « Protoplasma supérieur ».

Pendant toute la période d'augmentation de volume, le cytoplasme de l'ovocyte fabrique et accumule du matériel deutoplasmique en quantité plus ou moins considérable. Ce matériel, en général, commence à apparaître après la disparition du corps vitellin de BALBIANI ; nous rappellerons qu'il présente une forme différente suivant les espèces animales. Chez les Batraciens, Sélaciens, etc., il offre l'aspect de plaquettes, dites *plaquettes vitellines*, qui, tout d'abord sphériques et peu volumineuses, augmentent peu à peu de dimensions et se logent entre les mailles du réticulum cytoplasmique. Chez la plupart des Vertébrés et des Invertébrés, le matériel deutoplasmique prend la forme de sphérules ; elles peuvent devenir énormes et se chargent d'une substance graisseuse qui noircit par l'acide osmique. Il faut ajouter qu'il est des œufs (œufs alécithes ou oligolécithes) qui fabriquent très peu de substances deutoplasmiques (V. p. 65).

b) Transformations nucléaires. — Le noyau présente des modifications profondes dans sa forme et sa structure pendant la période d'accroissement. Chez un grand nombre d'œufs, il envoie au sein du cytoplasme des prolongements plus ou moins longs produits à la suite de ses mouvements amiboïdes (O. SCHULTZE, KORSCHELT, VAN BAMBECKE). Ces prolongements sont

sans doute assimilables à ceux que l'on a observés dans certaines cellules glandulaires (V. page 119) et possèdent la même signification : ils augmentent les points de contact de la substance nucléaire avec la substance cytoplasmique et favorisent les échanges pendant la période d'activité sécrétoire. Certaines observations typiques constituent une forte présomption en faveur de cette hypothèse. Chez le Dytique, les prolongements partent d'une seule région de la vésicule germinative et se rendent dans le territoire cytoplasmique, où apparaissent les premières granulations vitellines (Korschelt). On peut faire la même observation dans l'ovocyte du *Pholcus phalangioïdes* (fig. 721) (van Bambecke). Dans ces cas et d'autres analogues, il est vraisemblable qu'une certaine partie de la substance nucléaire passe à l'état de diffusion au travers de la membrane.



Fig. 721. — *Ovocyte de* Pholcus phalangioïdes *très avancé dans son développement.*

La vésicule germinative envoie dans le cytoplasme périnucléaire de nombreux prolongements longs et grêles. Le cytoplasme est chargé d'enclaves vitellines à toutes les périodes de leur évolution. D'après van Bambecke.

On a, d'ailleurs, observé le passage de la substance nucléaire dans le cytoplasme sous la forme d'éléments figurés qui, le plus souvent, ont l'aspect de nucléoles. Chez certains Némertiens, les nucléoles s'échappent de la vésicule germinative, se perdent dans le vitellus et y subissent une dégénérescence progressive (L. Böhmig). — Un fait plus curieux encore se produit dans les ovocytes de certains Hyménoptères où la vésicule germina-

tive bourgeonne et donne naissance à un grand nombre de petites vésicules qui renferment une partie du réseau chromatique. Après s'être transformées en noyaux assez volumineux, elles se dispersent dans le vitellus et sont absorbées peu à peu (BLOCHMANN). HENNEGUY, qui a repris cette étude

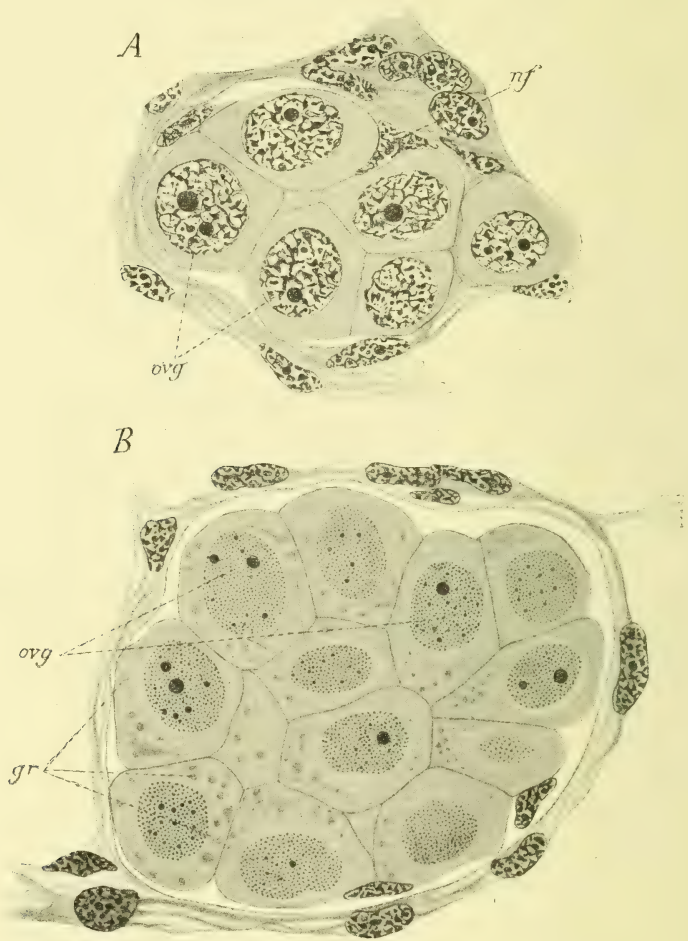


FIG. 722

A, nid d'ovogonies chez *Rana temp.*— *ovg*, ovogonies.— *nf*, noyaux de cellules folliculeuses. Le noyau des ovogonies présente un réticulum chromatique net. — B, nid de jeunes ovocytes. Le réticulum chromatique s'est pulvérisé en un grand nombre de granules. — *gr*, granulations graisseuses dans le cytoplasme des ovogonies. D'après M. BOUIN. × 1.070.

sur les œufs ovariens d'une reine d'Abeilles, est porté à croire qu'elles proviennent de cellules épithéliales immigrées dans l'œuf. Chez une espèce de Scincoïde, le noyau déverse dans le cytoplasma une partie de ses nucléoles qui s'y transforment en matériel deutoplasmique (KOHLBRUGGE).

Au cours de l'évolution de l'ovocyte, le noyau subit, dans la plupart des cas, de profondes modifications structurales. Le réticulum chromatique que l'on observe dans les ovogonies disparaît dès le début de la période d'augmentation de volume. Chez les Batraciens, ce réticulum semble se pulvéri-

ser en fins granules qui se répandent dans toute l'étendue nucléaire (fig. 722, A, B). Puis, la chromatine perd peu à peu son pouvoir de coloration par les réactifs basiques, et les granulations nucléaires se condensent progressivement en un certain nombre de nucléoles basophiles qui renferment la totalité de la substance chromatique du noyau (M. Bouin) (fig. 723). Avant M. Bouin, Carnoy et Lebrun ont décrit longuement les nombreuses trans-



Fig. 723. — *Quatre ovocytes en voie d'accroissement de* Rana temp.

Les autres ovocytes du nid sont en dégénérescence (*d*). — *nf*, noyau des cellules folliculeuses. — *tcj*, tissu conjonctif. — *chr*, granulations chromatiques dans le cytoplasme des ovocytes. Les noyaux des ovocytes ne présentent plus que des nucléoles nucléiniens et un réticulum acidophile. D'après M. Bouin. × 1.070.

formations subies par l'appareil nucléaire chez la même espèce ; van Bambecke chez l'ovocyte de *Pholcus*, Rückert chez *Pristiurus*, etc., signalent aussi une diminution notable de la basophilie pendant la période d'accroissement. On peut faire la même observation dans la cellule-mère du sac embryonnaire chez les Liliacées pendant la période homologue de son évolution. Outre ces modifications chromatiques, on constate aussi une disparition momentanée et plus ou moins complète de la membrane nucléaire qui ne réapparaît que dans l'ovocyte très avancé dans son évolution (van Bambecke chez *Pholcus*, M. Bouin chez *Rana*, Gemmil chez *Rana*, etc.).

Tous ces faits tendent encore à rapprocher cytologiquement l'ovocyte en voie d'accroissement et la cellule glandulaire au point de vue de leur structure pendant la période d'activité sécrétoire ; mais ils ne constituent pas cependant une loi générale. Il existe des cas (certains Crustacés inférieurs) où l'on constate dans la vésicule germinative, à toutes les périodes de la phase d'accroissement, la présence des chromosomes qui se sont différenciés dans l'ovogonie et qui demeurent intacts jusqu'à la première division de maturation.

C. **Structure de l'ovocyte parvenu au terme de son accroissement.**— Une fois complètement développé, l'ovocyte représente une volumineuse cellule qui peut atteindre des dimensions considérables dans les cas où le matériel deutoplasmique, accumulé pendant la période d'accroissement, doit suffire au développement du futur embryon (œufs des Oiseaux, Reptiles, Poissons, etc.). C'est à cette période que l'œuf a été découvert et étudié par les premiers auteurs qui se sont intéressés au problème de la génération.

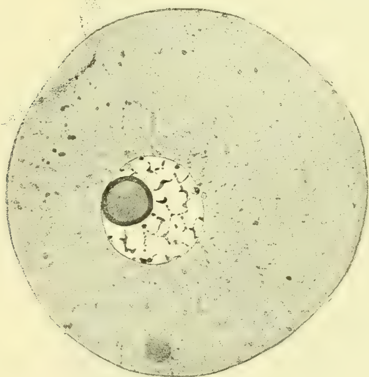


FIG. 724. — *Ovocyte de premier ordre.* Rate blanche. Ovocyte oligolécithe. × 750.

La nature cellulaire de l'œuf n'a pas été reconnue tout d'abord ; aussi a-t-on donné à ses différentes parties constitutives des dénominations spéciales qui ont été consacrées par l'usage. On a désigné le contenu de la cellule-œuf sous le nom de *vitellus*, son noyau sous celui de *vésicule germinative* (PURKINJE), ses nucléoles sous celui de *taches germinatives* (WAGNER), sa membrane cellulaire sous celui de *membrane vitelline*. Nous allons passer rapidement en revue la structure de ces différentes parties.

a) *Vitellus.* — Le vitellus est grossièrement granuleux ; dans la grande majorité des ovocytes, cet aspect est dû à la présence d'enclaves nutritives accumulées pendant la période d'accroissement ; ce matériel de réserve est appelé *deutoplasma* (ED. VAN BENEDEN) *ou paralécithe* (HIS). On a classé les ovocytes en plusieurs catégories d'après la quantité plus ou moins grande de ce paralécithe et son mode de répartition dans le cytoplasme. A ce point de vue, la classification la plus simple est due à BALFOUR.

Il distingue : 1° des ovocytes à deutoplasme très peu abondant et réparti uniformément dans le cytoplasma (Cœlentérés, Mollusques, Echinodermes, Vers, Mammifères, etc.) (fig. 724). Ce sont les œufs *alécithes* (sans graisse), ou mieux *oligolécithes* (œufs avec peu de graisse) (PRENANT).

2° Des ovocytes chargés d'une quantité considérable d'éléments deutoplasmiques. Le deutoplasme se localise en certains points du vitellus et se sépare plus ou moins complètement du cytoplasma ; celui-ci sera le siège des phénomènes vitaux essentiels de la cellule-œuf, c'est-à-dire de la maturation, de la fécondation et des premières divisions de segmentation ; l'autre partie de l'œuf, chargée de matériaux de réserve, sera utilisée comme substance nutritive. Pour cette raison, REICHERT a donné le nom

de *vitellus formatif* à la partie du vitellus riche en cytoplasma et celui de *vitellus nutritif* à l'autre partie riche en deutoplasma.

Le vitellus formatif et le vitellus nutritif peuvent présenter des dispositions différentes vis-à-vis l'un de l'autre. Dans un premier cas, le vitellus nutritif s'accumule au centre de l'ovocyte, et le cytoplasma se dispose tout autour de lui immédiatement au-dessous de la membrane cellulaire. Cette disposition caractérise les œufs des Arthropodes. Ce sont les œufs *centrolécithes* de Balfour (fig. 725).

Dans d'autres cas, le vitellus formatif s'accumule à l'un des pôles de

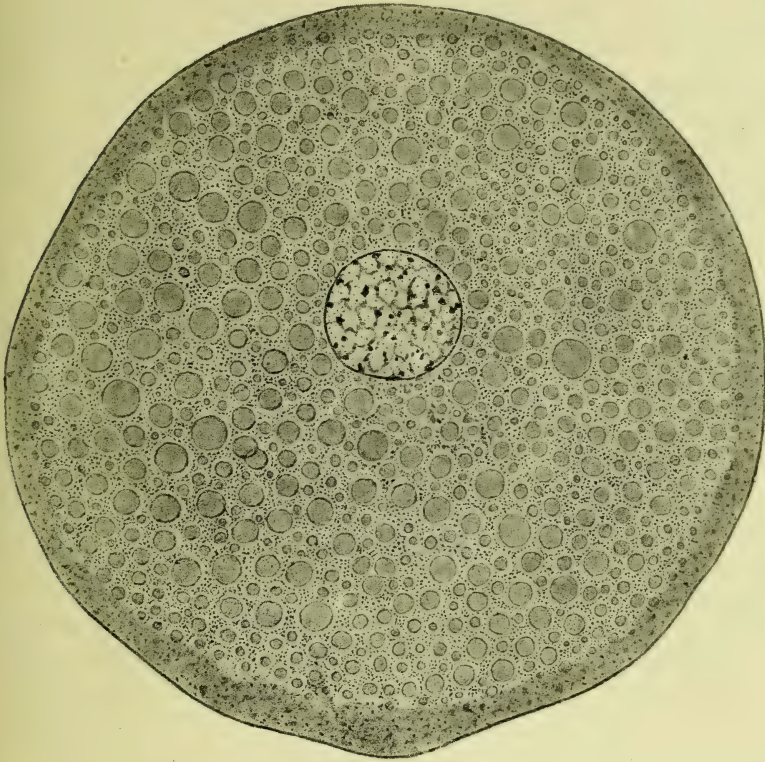


Fig. 725. — *Ovocyte non encore complètement développé d'*Iulus terrestris. Le vitellus formatif est disposé à la périphérie du vitellus nutritif ; œuf centrolécithe. × 100.

l'œuf et le vitellus nutritif s'amasse en quantité quelquefois extraordinairement considérable au pôle opposé. Le vitellus formatif se trouve étalé à la surface de ce dernier sous la forme d'un disque aplati : c'est le *disque germinatif* qui renferme la vésicule germinative. Il s'est réalisé ici une *différenciation polaire* dans l'ovocyte ; on désigne sous le nom de *pôle animal* le pôle qui répond au disque germinatif, par opposition au *pôle végétatif*, qui renferme le matériel de réserve. Etant donnée la densité moins grande du vitellus formatif, le pôle animal s'oriente toujours vers le haut (fig. 726). Les ovocytes à différenciation polaire ont été désignés par Balfour sous le nom *d'œufs télolécithes ;* on les rencontre chez les Poissons osseux, les Reptiles et les Oiseaux.

Une étude plus attentive des ovocytes de la série animale a permis de distinguer d'autres modalités dans la répartition du deutoplasma et d'établir une classification des œufs plus complète et plus exacte que la précédente.

D'après la classification de Hallez modifiée par Henneguy, on peut distinguer six catégories d'ovocytes : 1° les O. *alécithes*, sans vitellus nutritif; 2° les O. *homolécithes*, avec une petite quantité de vitellus nutritif mélangé au cytoplasma ; 3° les O. *bradylécithes*, dont le deutoplasma ne se sépare du cytoplasma qu'au moment de la segmentation ; 4° les O. *myxolécithes*, dans lesquels le cytoplasme et le vitellus nutritif sont répartis inégalement tout en étant intimement fusionnés ; 5° les O. *amictolécithes*, dans lesquels le vitellus nutritif et formatif sont séparés l'un de l'autre ; 6° les O. *ectolécithes*, dans lesquels le vitellus nutritif est surajouté à l'ovocyte après avoir été élaboré par un organe ovarique spécial.

Eternod a donné récemment une nouvelle classification des ovocytes ; elle est basée, non seulement sur la quantité de deutoplasma et sur son mode de répartition, mais encore sur la position du noyau, la direction de l'axe et l'orientation des pôles de l'œuf, le mode de segmentation et en particulier le lieu de passage du plan équatorial segmentaire. L'auteur montre que l'œuf dépourvu de paralécithe ne peut exister ; sa division serait rigoureusement égale et produirait exclusivement des éléments semblables à eux-mêmes, c'est-à-dire des *Protobiotes* (Protozoaires). Tous les œufs renferment donc une quantité plus ou moins grande de deutoplasma ; ils sont tous plus ou moins *paralécithiques*.

Les œufs les plus simples renferment beaucoup de vitellus formatif et une faible quantité de deutoplasme diffus ; leurs noyaux ne sont jamais rigoureusement centraux ; leur axe et leur équateur de segmentation sont peu apparents. Ce sont les œufs *oligolécithes*. On les rencontre chez beaucoup d'Invertébrés (Echinodermes : *Toxopneutes*). Puis, le « *méroblastisme* est devenu rapidement une nécessité évolutive, mais *d'ordre avant tout nutritif*, pour conférer aux organismes une certaine indépendance dans les premières périodes de développement, une sorte d'*affranchissement dans le combat pour la vie*. De là la naissance, dans une gradation ascendante, des œufs panlécithes, centrolécithes, télolécithes » (Eternod).

Les œufs *panlécithes* sont caractérisés par l'existence d'un vitellus formatif plus ou moins abondant et d'un vitellus nutritif disséminé régulièrement au sein du premier. Le noyau est à peu près central ; l'axe, le pôle et l'équateur de segmentation sont peu apparents (*Amphioxus*).

Les œufs *centrolécithes* renferment un deutoplasme central et périnucléaire ; il est séparé du vitellus formatif, qui occupe une situation périphérique. Les caractères tirés de la segmentation sont plus ou moins nets (certains Insectes).

Les œufs *télolécithes* possèdent la structure que nous leur avons reconnue dans la classification de Balfour. Mais ici l'axe, le pôle et l'équateur de segmentation sont faciles à distinguer (Poissons osseux, Sauropsidiens, Mammifères inférieurs).

Enfin, les œufs *métalécithes* renferment beaucoup de vitellus formatif et des traces de deutoplasma. Le noyau est situé au centre de l'élément, et les

caractères de segmentation sont assez obscurs. Ce sont des œufs *déméroblastisés*, parce que d'autres conditions nutritives sont intervenues au cours du perfectionnement phylogénétique. La nutrition intra-utérine, les soins maternels et paternels, l'allaitement ont suppléé les réserves des œufs méroblastiques destinées à faire les frais du développement. Le méroblastisme a été relégué au second plan.

Cette classification est très suggestive ; elle tient compte d'un plus grand nombre de facteurs de classification ; elle fait intervenir la notion

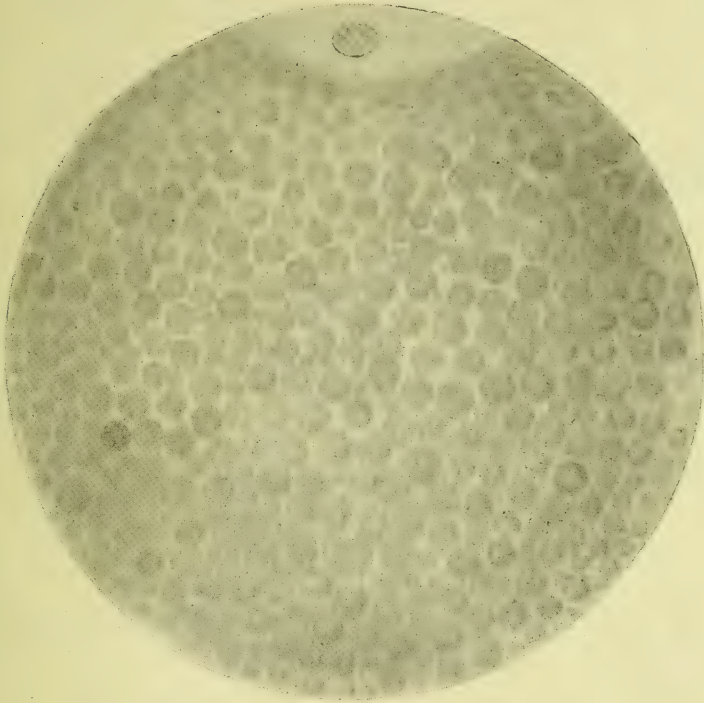


FIG. 726. — *Ovocyte télolécithe* (fig. schématique).
Les granulations deutoplasmiques occupent la majeure partie de l'ovocyte ; le protoplasma (vitellus formatif) est rassemblé en un disque au niveau du pôle supérieur et renferme la vésicule germinative.

phylogénétique et nous explique, entre autres choses, la morphologie spéciale des ovocytes des Mammifères supérieurs et sa raison d'être : ces œufs conservent certaines particularités ancestrales, leur gastrulation a gardé les caractères de la gastrule télolécithique et possède, par conséquent, une signification cœnogénétique. Ce sont donc bien des œufs *déméroblastisés*.

b) *Vésicule germinative*. — La vésicule germinative occupe en général le centre de l'élément dans les ovocytes oligolécithes ; elle est au contraire rejetée à la périphérie dans les œufs riches en vitellus nutritif et à différenciation polaire. Son volume augmente en général avec le volume de l'ovocyte; chez les Amphibiens, Reptiles et Oiseaux, ses dimensions considérables permettent de l'apercevoir à l'œil nu.

La structure de la vésicule germinative est extrêmement variable sui-

vant les objets, et l'on est loin d'être renseigné sur la valeur morphologique de ses diverses parties constitutives. D'une façon générale, les vésicules germinatives des œufs alécithes ou oligolécithes se rapprochent de la structure typique du noyau ; nous y observons en effet un réticulum chromatique constitué par de fins microsomes disposés bout à bout et un volumineux nucléole (fig. 724).

On n'observe pas, au contraire, de réticulum nucléaire dans les vésicules germinatives des œufs riches en deutoplasma. Après avoir subi pendant la période d'accroissement des transformations multiples, comme nous

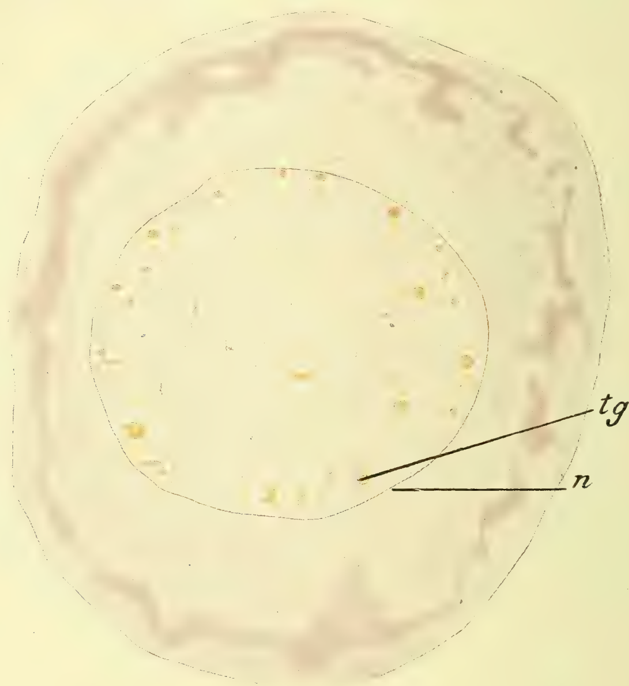


Fig. 727. — *Ovocyte de* Rana temporaria.
Vésicule germinative avec taches germinatives (nucléoles) multiples, localisés contre la face interne de la membrane nucléaire.

l'avons vu plus haut, le réseau chromatique disparaît peu à peu, et la vésicule germinative ne renferme plus qu'un nucléoplasme abondant et un grand nombre de nucléoles ; ceux-ci sont le plus souvent localisés contre la face interne de la membrane nucléaire (fig. 727).

La nature morphologique, l'origine et la signification de ces nucléoles sont encore incomplètement élucidées.

Le nucléole des œufs oligolécithes offre souvent une structure complexe qui a été décrite antérieurement. Nous rappellerons ici qu'il paraît être constitué par deux corps de nature chimique différente, puisqu'ils réagissent différemment vis-à-vis des matières colorantes : l'un de ces corps retient énergiquement les substances tinctoriales basiques ; c'est le *nucléole principal ;* l'autre se colore beaucoup moins par ces réactifs, mais peut retenir les teintures acides : c'est le *nucléole accessoire* (fig. 728).

Cette structure des nucléoles des ovocytes est intéressante à noter, parce qu'elle a été retrouvée avec les mêmes caractères dans beaucoup de cellules glandulaires.

Les nucléoles multiples des ovocytes riches en deutoplasma sont constitués par des amas chromatiques arrondis et plus ou moins volumineux (Sélaciens, Amphibiens, Crustacés, beaucoup d'Arthropodes) (fig. 727). La plupart des auteurs pensent qu'ils sont indépendants du réseau chromatique, qui ne participe pas à leur formation (Born, Jordan chez les Amphibiens, Auerbach chez les Téléostéens, etc.). Pour d'autres biologistes, au contraire, ils s'édifient aux dépens de la substance chromatique des ovocytes pendant la période d'accroissement (Carnoy et Lebrun chez les Urodèles, Fick, M. Bouin chez les Anoures).

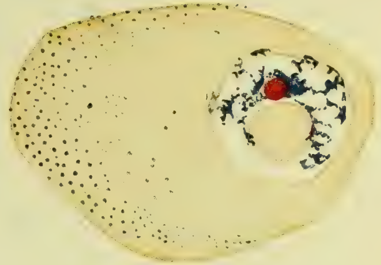


Fig. 728. — *Ovocyte d'*Arion empiricorum L. Structure du nucléole constitué par une sphérule colorée en rouge par la safranine (nucléole principal) et une autre sphère plus volumineuse colorée en jaune par l'orange G (nucléole accessoire). × 400.

On n'est pas plus renseigné sur la signification des nucléoles que sur leur origine. Dans les œufs oligolécithes, le nucléole est le plus souvent inutilisé lors de la formation de la première mitose de maturation. Il en serait de même pour les nombreuses taches germinatives des œufs riches en deutoplasma suivant la majorité des auteurs (1) ; mais, d'après les recherches récentes de Carnoy et Lebrun chez les Batraciens urodèles, les chromosomes des mitoses de maturation se forment aux dépens des figures de résolution des nucléoles.

Il est probable que toutes les formations que l'on range sous le terme de taches germinatives ne sont pas homologues. Elles paraissent souvent représenter une accumulation de produits accessoires de la vésicule germinative, dérivés de la chromatine par transformation directe, décomposition chimique ou secrétion (Hæcker). Il est possible, comme l'indique leur structure, semblable quelquefois à celle des nucléoles des cellules glandulaires, qu'ils soient en rapport avec la vie organique de l'ovocyte et n'aient rien à voir avec la substance qui est le support des propriétés héréditaires. Peut-être est-il permis de comparer la chromatine spéciale qui les constitue avec celle du macronucléus des Infusoires ciliés.

c) *Enveloppes de l'œuf.* — Les enveloppes de l'ovocyte représentent une différenciation de son protoplasma ou sont sécrétées par l'organisme maternel. La membrane vitelline dont il a déjà été question rentre dans la première catégorie : elle est assimilable à une membrane cellulaire quelconque. Dans la seconde catégorie rentrent : 1° le *chorion* sécrété par les cellules folliculeuses qui entourent l'ovocyte ; 2° des *enveloppes accessoires* élaborées par les parois de l'oviducte ou autres parties maternelles après la ponte ovarique.

(1) Balbiani, Schultze, Rückert chez les Sélaciens, Born et Jordan, Cunningham chez les Poissons, etc.

α) *La membrane vitelline* délimite la périphérie de la plupart des ovocytes ; mais elle n'existe pas toujours [chez certains Cœlentérés et Gastéropodes (1)]. L'ovocyte d'Oursin ne possède pas de membrane vitelline ; elle ne se forme qu'après la maturation et la pénétration du spermatozoïde.

β) Le *chorion* constitue une enveloppe épaisse et solide dont la surface extérieure offre quelquefois des sculptures caractéristiques de l'espèce (Insectes). Chez les Insectes les cellules folliculeuses envoient vers l'œuf de longs

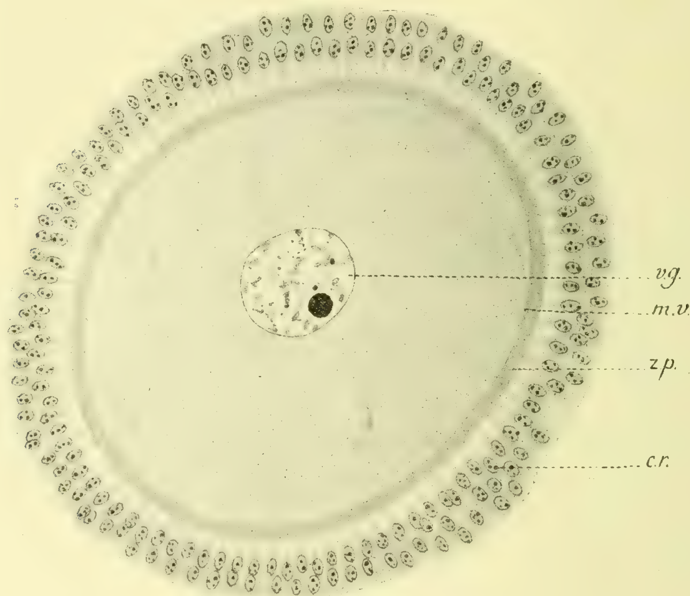


Fig. 729. — *Ovocyte de Chienne adulte.*

vg, vésicule germinative. — *mv*, membrane vitelline. — *zp*, zone pellucide. — *cr*, cellules de la corona radiata. × 400.

prolongements autour desquels s'amasse la chitine qu'ils sécrètent ; après la disparition de ces prolongements, la périphérie de l'œuf conserve leur empreinte et présente souvent un dessin régulier et élégant. On rencontre cette disposition surtout chez les Orthoptères. Dans certains cas, le chorion se prolonge par des expansions plus ou moins longues, creusées d'un fin canal qui fait communiquer la substance de l'œuf avec l'air extérieur ; tels sont, par exemple, les œufs de *Ranatra* et *Nepa*.

Le chorion prend le nom de *zone pellucide* chez les Vertébrés supérieurs (fig. 729) ; son épaisseur est très variable, elle atteint 1 μ 5 à 2 μ chez la Souris (Sabotta) et 20 à 24 μ chez la Femme (Nagel). La zone pellucide se constitue, pendant le développement de l'ovocyte, aux dépens des prolongements enlacés que les cellules folliculeuses envoient vers la périphérie de ce dernier (Retzius). Une fois bien développée, elle présente une striation radiaire nette due à l'existence de ponts protoplasmiques étendus entre les

(1) Georgewitch chez *Aplysia depilans*, Mark, Kofoïd chez *Limax*, Blochmann chez *Neritina fluviatilis*, Meisenheimer chez *Dreisensia polymorpha*, etc.

cellules folliculeuses et la surface de l'ovocyte (PALADINO, KOLOSSOW). Les éléments nutritifs élaborés par les cellules folliculeuses s'introduisent dans l'ovocyte par l'intermédiaire de ces prolongements. (fig. 729).

Dans les ovocytes des Mammifères, on voit généralement, entre la zone pellucide et la surface de l'œuf, un espace clair appelé *espace périvitellin*. L'œuf est susceptible d'opérer, grâce à cet espace, des mouvements de rotation à l'intérieur de la zone pellucide et d'orienter vers le haut son pôle animal; d'après NAGEL, en effet, l'œuf des Mammifères examiné à frais dans le liquide folliculaire tourne toujours vers le haut le point de sa surface où est situé le noyau. Ces mouvements paraissent de prime abord incompatibles avec l'existence des ponts protoplasmatiques qui traversent la zone pellucide et qui unissent les cellules folliculeuses avec le vitellus. Mais ces ponts disparaissent sans doute à la fin de la période d'accroissement, où cette disposition n'a plus de raison d'être.

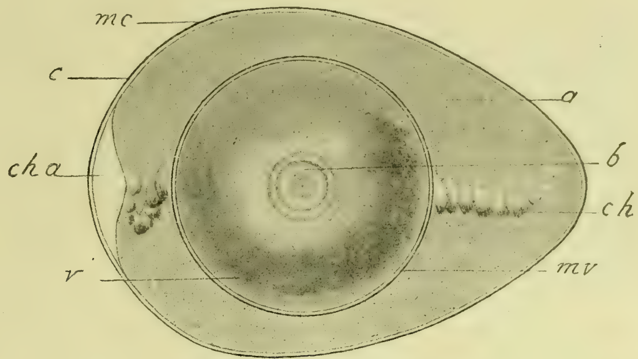


FIG. 730. — *Coupe longitudinale d'un œuf de Poule.*

mc, membrane coquillière. — *a*, albumine. — *cha*, chalazes. — *b*, blastoderme. — *v*, vitellus. — *mv*, membrane vitelline.

γ) Quant aux *enveloppes accessoires* sécrétées par les parois de l'oviducte ou autres parties maternelles, elles sont élaborées à une période ultérieure de l'évolution de l'œuf, après la ponte ovarique, la maturation et la fécondation. Ces enveloppes sont nombreuses et extrêmement variées; nous ne pouvons ici que les indiquer rapidement.

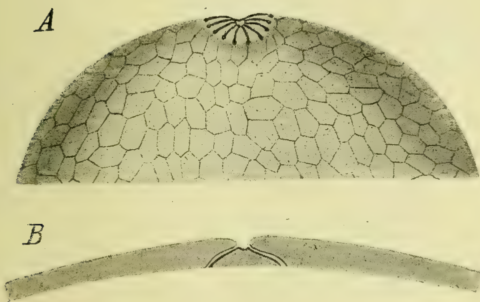


FIG. 731.

A, pôle supérieur et appareil micropylaire d'un Sphyngide. — B, coupe transversale passant au niveau du micropyle. D'après KORSCHELT et HEIDER.

Les plus connues de ces enveloppes sont celles qui existent dans l'œuf des Oiseaux. Autour de la membrane vitelline se déposent successivement et dans deux régions glandulaires successives de l'oviducte une couche épaisse d'albumine (blanc d'œuf), une membrane coquillière très mince et la coquille. Les œufs de Reptiles présentent une disposition analogue. Nous devons également faire rentrer dans ces enveloppes accessoires les masses gélatineuses épaisses qui entourent les œufs

des Amphibiens, les capsules des œufs des Mollusques et les cocons sécrétés, après la ponte, par les cellules du revêtement cutané des Sangsues et des Vers de terre.

Quand l'ovocyte s'entoure de membranes épaisses avant la fécondation, comme chez certains Poissons et les Insectes, celles-ci sont percées d'une ou plusieurs ouvertures désignées sous le nom de *micropyles* (fig. 731) ; elles permettent la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf. Il n'existe souvent qu'un seul micropyle; mais on peut en observer quelquefois un certain nombre ; on en compte une demi douzaine ou plus chez les Insectes. Ces ouvertures sont en général situées au niveau du pôle animal de l'œuf; mais elles peuvent se trouver également au niveau du pôle végétatif ou dans une situation intermédiaire.

d) *Les cellules nourricières de l'ovocyte.* — Pendant la période d'accroissement de l'ovocyte, il existe à côté de lui des éléments spéciaux, adaptés à sa nutrition. Ces éléments doivent être considérés comme cellules-sœurs des cellules sexuelles, car ils se différencient aux dépens de la même ébauche germinative. Leur disposition morphologique et la manière dont ils participent à la nutrition de l'ovocyte sont très variables selon les espèces animales.

Chez certains Métazoaires inférieurs, les cellules accessoires paraissent être assimilées par l'ovocyte en voie d'accroissement à la suite d'une sorte de phagocytose. On a fait une semblable constatation chez les Hydroïdes. Chez *Tubularia larynx*, l'œuf s'incorpore les cellules nourricières et digère rapidement leur cytoplasme ; les noyaux persistent longtemps dans le vitellus, puis subissent une métamorphose régressive ; on les désigne alors sous le nom de pseudo-cellules (Dolfein).

Un phénomène analogue a été signalé également chez les Ascidies (Floderus) et chez les Gastéropodes (Obst) Chez ces derniers, les cellules folliculeuses émigrent dans le cytoplasme de l'ovocyte et y disparaissent peu à peu. Ancel conteste cette observation ; les cellules folliculeuses peuvent s'invaginer profondément dans le vitellus, mais elles s'en trouvent toujours séparées par la membrane vitelline, ne sont jamais incorporées par le cytoplasme et ne peuvent, par conséquent, servir à sa nutrition. Dans une espèce de Scincoïde, la nutrition du vitellus et sa croissance paraissent dues, en grande partie, à l'absorption des cellules folliculeuses. Les cellules folliculeuses immédiatement appliquées contre la périphérie de l'ovocyte perdent peu à peu leurs limites, et leur substance s'incorpore en masse dans celle de l'ovocyte ; seuls, leurs noyaux persistent assez longtemps avant de dégénérer peu à peu. Aussi les couches périphériques de l'ovocyte se distinguent-elles par leur aspect grossièrement granuleux et, dans leur masse, on remarque longtemps des sphérules très colorables (fig. 732). Ces nucléoles (comme ceux de la vésicule germinative) prennent une part active à la constitution du deutoplasma et se transforment en sphères vitellines (Kohlbrugge).

Ce mode de nutrition paraît être exceptionnel ; les substances nutritives sont, en général, élaborées par les cellules folliculeuses, puis passent dans l'ovocyte, soit sous la forme de granulations, soit sous celle de solution. Dans les cas les plus simples, on constate l'existence d'une seule cellule nourricière attachée à l'ovocyte par une sorte d'association symbio-

tique. Chez certains Annélides (*Ophryotrocha*, par exemple), la cellule nourricière, d'abord plus volumineuse que la cellule sexuelle, diminue de dimensions au fur et à mesure que cette dernière augmente de volume, puis finit par disparaître (Korschelt) (fig. 733).

Chez les Insectes, les œufs sont disposés en série dans les tubes ovariens et sont entourés par un épithélium folliculaire. Chez le Papillon *Vanessa*, les cellules de ce revêtement situées au niveau d'un pôle de l'œuf peuvent augmenter considérablement de volume, et leur noyau, très riche en chromatine, envoie de tous côtés des prolongements intracytoplasmiques. Cette transformation est vraisemblablement en rapport avec le rôle nourricier de ces éléments (fig. 734). Chez le Forficule, la disposition des cellules nourricières est plus typique encore. Dans le tube ovarien, les ovocytes, disposés en file les uns derrière les autres, sont accompagnés chacun par une cellule nourricière,

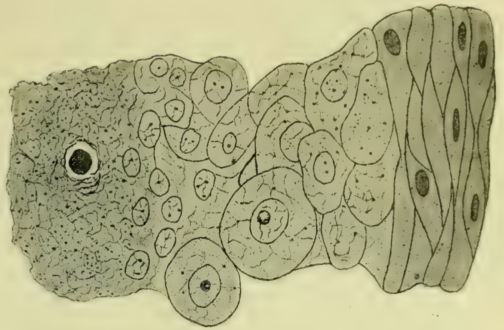


Fig. 732. — *Ovocyte de* Mabuia multifasciata. Les cellules folliculeuses qui entourent l'ovocyte sont incorporées dans le cytoplasme ovulaire. D'après Kohlbrugge.

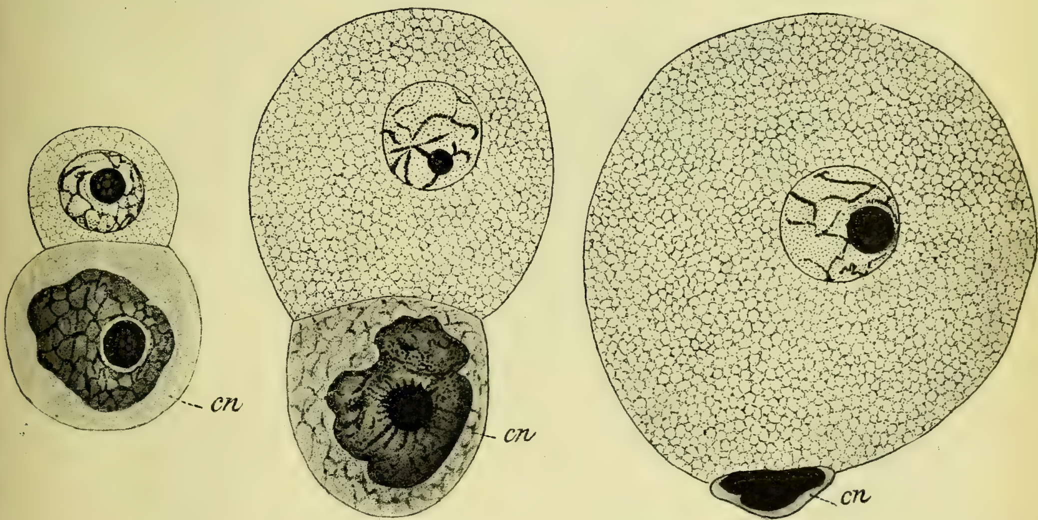


Fig. 733. — *Ovocytes d'*Ophryotrocha puerilis *à trois périodes de leur développement.* La cellule nourricière (*cn*) diminue de volume au fur et à mesure que l'ovocyte se développe D'après Korschelt.

dont le développement marche parallèlement avec celui de l'élément sexuel femelle ; les grosses cellules nourricières sont munies d'un noyau volumineux et extraordinairement ramifié (Korschelt).

Chez les Hémiptères et une partie des Coléoptères, la chambre ova-

rienne terminale possède seule le rôle nourricier. Les cellules nourricières sont amoncelées en grand nombre dans cette chambre ; il semble que les produits nutritifs élaborés par elles sont apportés aux œufs sous forme de solution. Chez les Hémiptères, les œufs demeurent en connexion avec la chambre nourricière par des cordons protoplasmiques qui vont y puiser leur nourriture (fig. 735) (Korschelt).

Ces dispositions intéressantes sont assez rares ; les cellules folliculeuses, en général, sont toutes semblables entre elles et s'ordonnent en une couche simple ou composée autour de l'ovocyte. En dehors d'elles se différencie une capsule conjonctive qui délimite extérieurement le follicule ovarien. Les cellules folliculeuses peuvent subir une augmentation assez considérable de volume, qui peut porter sur chacune d'elles pendant l'accroissement de l'ovocyte comme chez *Gryllotalpa* (fig. 736), ou seulement sur un certain nombre d'entre elles, comme chez les Sélaciens et les Reptiles (*La-*

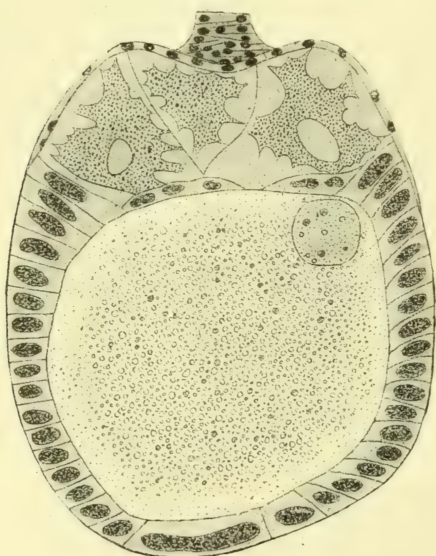


Fig. 734. — *Follicule ovarien et ovocyte du Papillon* Vanessa.

Dans la région supérieure du follicule trois cellules folliculeuses ont augmenté de volume et leurs noyaux sont ramifiés ; ce sont des cellules adaptées plus spécialement à la fonction nourricière. D'après Korschelt.

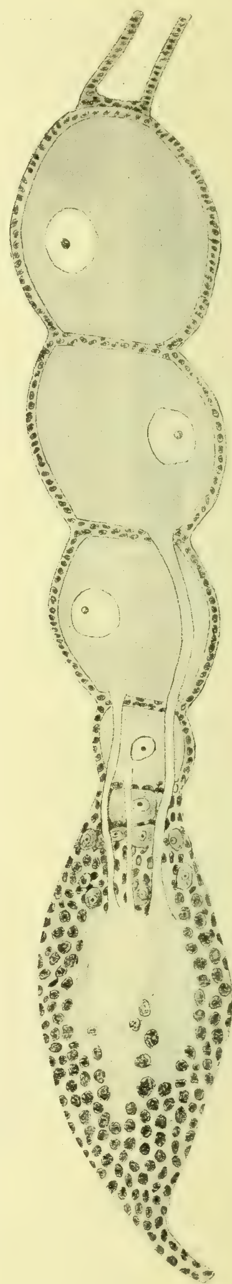


Fig. 735. — *Tube ovarien d'un Hémiptère. Représentation schématique.* D'après Korschelt.

certa) ; dans ce dernier objet certaines cellules folliculeuses sont remarquables par l'abondance de leur cytoplasme et les dimensions de leur noyau (fig. 737) ; ces éléments prennent, sans doute, une participation plus active que leurs congénères à la nutrition de l'ovocyte. Mais,

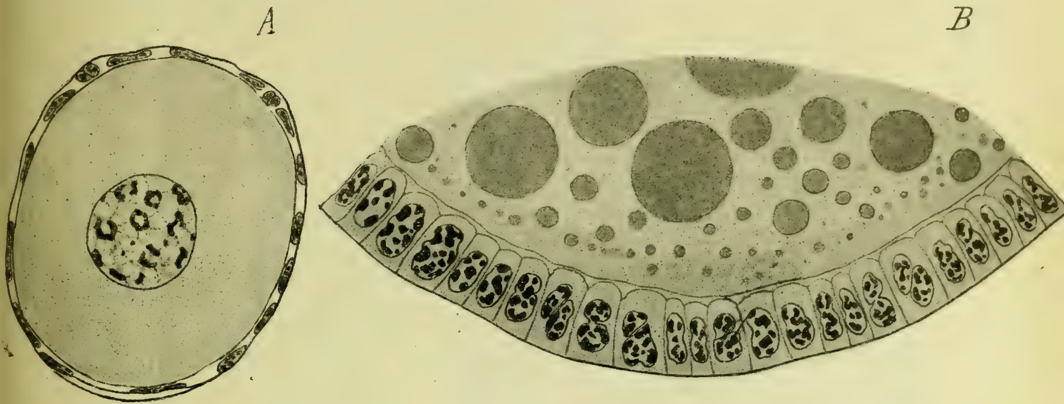


Fig. 736.

A, ovocyte jeune de *Gryllotalpa vulgaris* Latr. L'élément est entouré par une seule assise de eellules folliculeuses aplaties. — B, ovocyte plus avancé dans son développement. Les cellules folliculeuses ont augmenté en nombre et aussi en volume × 700.

dans la plupart des cas, les cellules folliculeuses augmentent de nombre sans présenter de transformations morphologiques importantes. Chez les Mammifères, les cellules folliculeuses des cordons de Pflüger, d'abord très peu nombreuses, se multiplient abondamment, puis entourent l'ovocyte suivant une seule couche, et sont enveloppées elles-mêmes par une gaine conjonctive, la *thèque folliculaire* (follicule ovarien primaire). A la suite de nombreuses multiplications cytodiérétiques, elles augmentent de nombre et forment une couche épaisse de cellules, qui tapisse la face interne de la thèque, et que l'on désigne sous le nom de membrane granuleuse ou *granulosa*. Elles sont surtout abondantes autour de l'ovocyte et forment, à ce niveau, un amas discoïdal qui fait saillie dans le liquide folliculaire, et que l'on appelle le *disque proligère*. D'après les recherches récentes, les matériaux nutritifs seraient élaborés dans les cellules

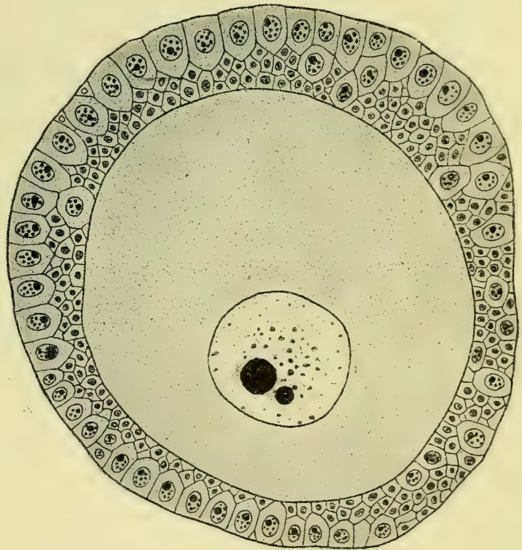


Fig. 737. — *Follicule ovarien de* Lacerta agilis L.
Les cellules folliculeuses qui constituent la granulosa sont inégalement volumineuses. × 450.

folliculeuses et passeraient tout formés dans le vitellus. Il est vraisemblable qu'ils ne sont pas incorporés tels quels dans l'ovocyte, mais qu'ils y subissent de nouvelles transformations (fig. 738).

D. **Période de maturation.** — Une fois chargées de leur matériel deu-

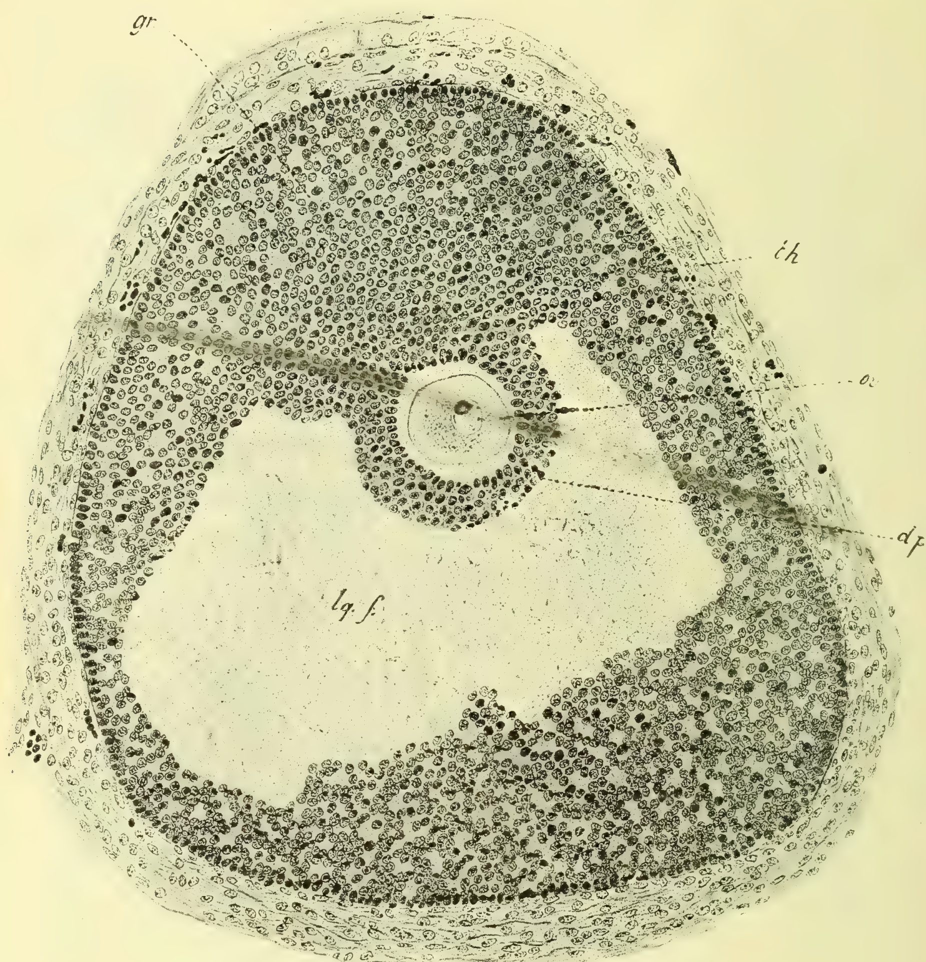


Fig. 738. — *Follicule de de Graaf de Rate blanche adulte.*

th, thèque folliculeuse. — *gr*, granulosa. — *dp*, disque proligère. — *ov*, ovocyte. — *lqf*, liquide folliculaire. × 300.

toplasmique, les ovocytes de premier ordre, comme les spermatocytes de premier ordre qui leur sont homologues, doivent subir deux mitoses successives ; la phase au cours de laquelle se produisent ces divisions est désignée sous le nom de *phase de maturation*.

L'étude rapide de l'ovogenèse chez l'*Ascaris megalocephala* nous a renseignés sur la signification de cette phase ; cependant, dans le présent chapitre, nous nous bornerons à l'examen des processus généraux de la maturation, réservant l'étude de la réduction chromatique pour un chapitre ultérieur.

a) Première division de maturation. — La première division de maturation se réalise, en général, au moment ou peu de temps avant la ponte

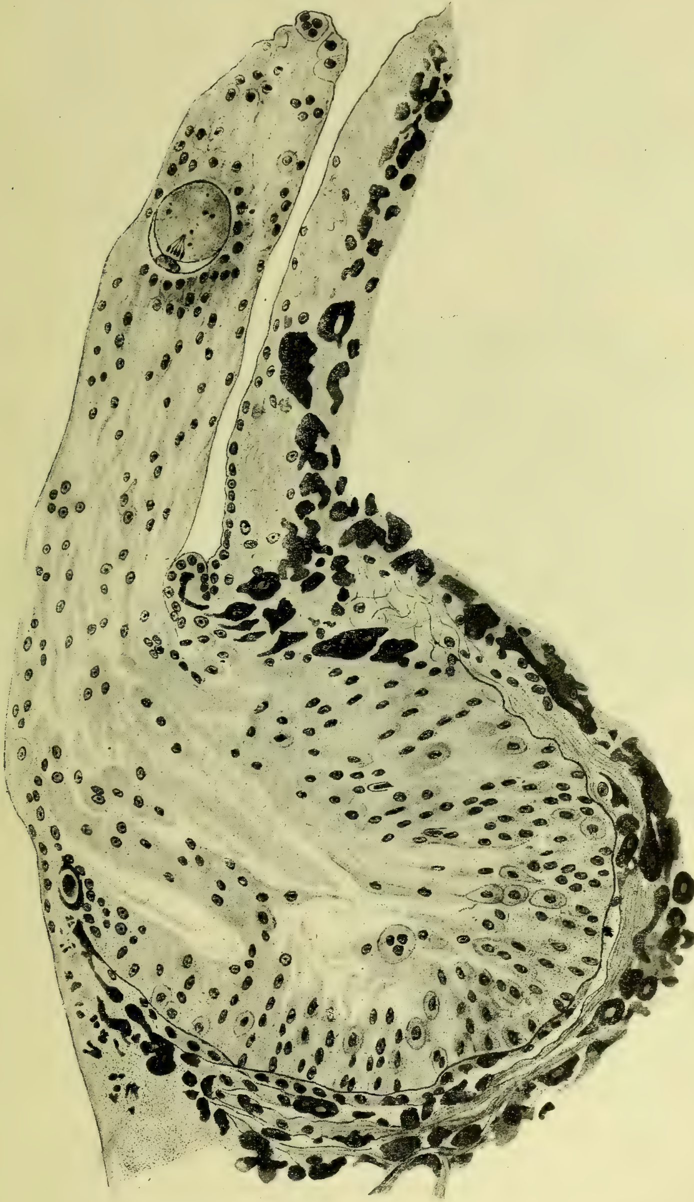


FIG. 739. — *Déhiscence du follicule de* Vesperugo noctula *et ponte ovarique.* L'ovocyte montre la première mitose de maturation. D'après VAN DER STRICHT.

ovarique (fig. 739). Dès la prophase de cette division, il se forme un réticulum chromatique à l'intérieur de la vésicule germinative ; dans certains cas (œufs télolécithes), les nucléoles prennent part à l'édification de ce réticulum (Batraciens, CARNOY et LEBRUN) ; c'est le contraire qui a lieu

dans beaucoup d'autres ovocytes (œufs oligolécithes), et les nucléoles inutilisés sont expulsés dans le vitellus, où ils disparaissent peu à peu.

On observe rarement des corpuscules centraux dans le cytoplasme à cette période de la mitose ; cependant, dans certains cas (1), on peut observer deux corpuscules contenus dans le voisinage immédiat ou même à l'intérieur de deux petites dépressions de la vésicule germinative. Les chromosomes se constituent aux dépens du réticulum chromatique et subissent des segmentations transversales et longitudinales dont la manière d'être varie suivant les cellules, et dont le résultat consiste, le plus souvent, dans la constitution de *groupes quaternes* ou *tétrades*. La segmentation des chromosomes est en général préparée, dès ce stade, pour

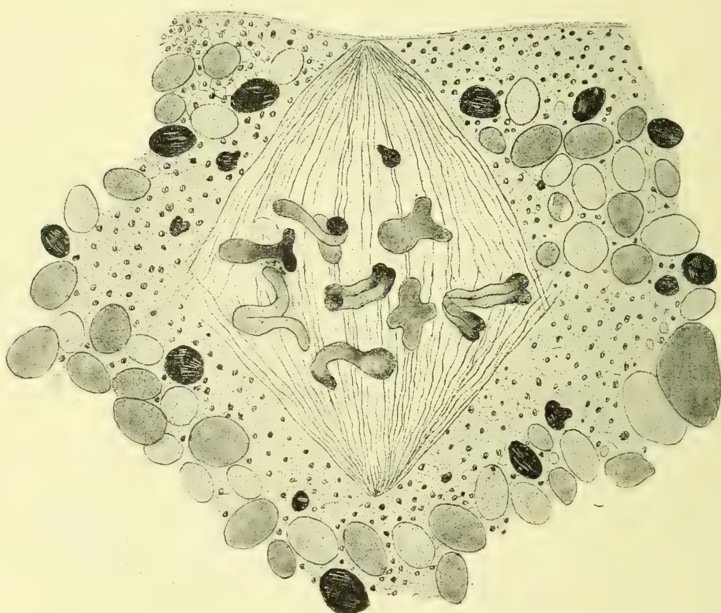


FIG. 740. — *Mitose de maturation chez* Diemyctilus torosus. Fuseau de direction sans corpuscules polaires ni asters. D'après LEBRUN.

les deux divisions successives de maturation. Ces chromosomes viennent ensuite se ranger au niveau de la région équatoriale d'un fuseau, dont les fibres constitutives prennent naissance dans le cytoplasme ou aux dépens de la vésicule germinative (métaphase). C'est le premier fuseau de maturation ou premier fuseau de direction. L'axe de ce fuseau peut être orienté obliquement vis-à-vis de la membrane vitelline ; puis il se dirige perpendiculairement à cette même membrane, et toute la figure mitotique s'en rapproche peu à peu.

Au niveau des sommets de ces fuseaux, on constate l'existence ou l'absence (fig. 740) de corpuscules polaires, de sphères attractives et

(1) PLATNER chez *Aulastomum Gulo,* STAUFFACHER chez *Cyclas*, KOSTANECKI chez *Mysostoma glabrum.*

d'irradiations astériennes. Quand ces formations existent, comme chez beaucoup d'Echinodermes, Vers, Mollusques, Gastéropodes, etc., l'aster périphérique est moins développé que l'aster central.

Au fur et à mesure que la figure mitotique se rapproche de la membrane vitelline, l'aster polaire diminue d'importance, et bientôt il n'en subsiste plus que le cône de filaments tourné vers le protoplasme (Kostanecki et Wierzejski). L'extrémite fusoriale atteint alors la face interne de la membrane de l'ovocyte, et souvent il se manifeste, à ce stade et à ce niveau, une dépression plus ou moins profonde de cette membrane. Quand la plaque équatoriale commence à se dédoubler pour donner naissance au dyaster, l'invagination en question ne tarde pas à disparaître ; on aperçoit à sa place une saillie conique qui s'accentue de plus en plus. La moitié extérieure du fuseau, la couronne polaire, le corpuscule polaire, la sphère et l'aster, quand ces dernières formations existent, s'engagent peu à peu dans cette saillie conique (fig. 741). Celle-ci s'arrondit bientôt, se pédiculise, puis se sépare de l'ovocyte après la formation d'une fine membrane dont l'apparition est précédée par celle d'une plaque fusoriale plus ou moins nette, comme dans les mitoses ordinaires. *De cette division ont donc pris naissance deux cellules-filles, dont l'une, très volumineuse, constitue un ovocyte de deuxième ordre*, et dont l'autre, extrêmement petite, possède à peine les caractères morphologiques d'une cellule. Cette deuxième cellule-fille constitue le *premier globule polaire*; on la désigne encore sous le nom de *corps de direction* (Flemming) ou *corpuscule de rebut* (Fol).

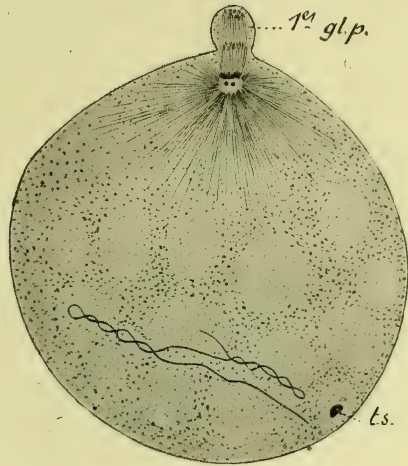


Fig. 741. — *Première mitose de maturation chez* Physa fontinalis.

Anaphase. Début de la formation du premier globule polaire (1er *glp*). D'après Kostanecki et Wierzejski.

b) Deuxième division de maturation. — Les indices de la deuxième division de maturation peuvent apparaître avant que la première soit complètement terminée, et se manifestent sur le corpuscule polaire interne quand il existe; celui-ci présente un dédoublement précoce dès le stade de la métaphase. Après l'anaphase, les corpuscules-filles s'écartent l'un de l'autre et il se forme entre eux un deuxième fuseau, dont la direction est perpendiculaire ou oblique à la membrane vitelline. Les chromosomes demeurés dans l'ovocyte de deuxième ordre, se rangent à son équateur sans avoir reformé un noyau au repos. Ce fuseau ne tarde pas à s'orienter perpendiculairement à la membrane vitelline, tout en s'en rapprochant de plus en plus. Il parvient bientôt à son contact par l'un de ses pôles, et il se forme un deuxième globule polaire à la suite d'un processus semblable à celui qui a donné naissance au premier (fig. 742)

Dans le cas où il n'existe pas de centrosomes polaires, le deuxième fuseau de direction se constitue, sans doute, aux dépens de la substance fusoriale demeurée dans l'ovocyte de deuxième ordre après la première mitose de maturation.

Cette division de l'ovocyte de deuxième ordre donne naissance à deux nouvelles cellules-filles : l'*œuf mûr* et le *second globule polaire*. Les chromosomes qui restent dans l'œuf mûr reforment alors un noyau au repos ; c'est le *pronucléus femelle* (Van Beneden). L'œuf est dès lors susceptible d'être fécondé. L'expulsion des globules polaires se fait assez rapidement. D'après les recherches réalisées à frais pra P. Francotte (1898) sur les œufs de Polyclades, elle durerait six à sept heures environ. Ces animaux pondent leurs œufs très tard dans la nuit, ou très tôt, le matin; la première division de maturation débute aussitôt après la ponte ; la figure mitotique occupe tout d'abord une situation centrale, puis elle se dirige lentement vers la phériphérie de l'ovocyte, qu'elle atteint vers 8 heures du matin. Le premier globule polaire est à peu près constitué vers 9 heures ou 9 heures et demie, et vers 11 heures l'expulsion du deuxième globule polaire est elle-même terminée.

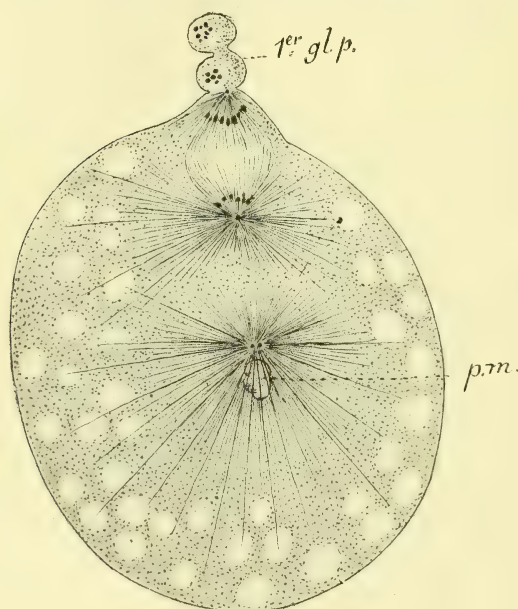


Fig. 742. — *Deuxième mitose de maturation chez* Physa fontinalis.

Anaphase. Le premier globule polaire (1er *glp*) se divise en deux globules-filles par amitose. — *pm*, pronucléus mâle. D'après Kostanecki et Wierzejski.

c) *Les globules polaires. Histoire de leur découverte. Leur signification.* — Van Beneden, le premier, a constaté l'expulsion des globules polaires, bien qu'on attribue leur découverte à Carus. Fr. Müller leur a attribué une influence dans la direction du premier plan de segmentation, d'où le nom de vésicules de direction (*Richtungsbläschen*), qu'il leur a donné, car il les considérait comme des vésicules creuses. En France, et depuis Robin, ils sont connus sous le nom de globules polaires. Loven, le premier, a reconnu leur relation avec la vésicule germinative : il y voyait l'expulsion d'un nucléole. Bütschli partageait la même opinion, mais il croyait que les corps directeurs représentaient la vésicule germinative éliminée de l'œuf sous la forme d'un fuseau. Depuis qu'on sait que les globules polaires sont produits par une division cytodiérétique des ovocytes de premier et de deuxième ordre, on s'est rendu compte de leur nature cellulaire et on en a fait des équivalents morphologiques de l'œuf (Giard, O. Hertwig, Boveri).

Ce sont des équivalents morphologiques de l'œuf au point de vue de leur teneur en chromatine, car la quantité de protoplasme qu'ils renferment est pour ainsi dire insignifiante, et l'œuf mûr conserve tout le vitellus formatif et nutritif nécessaire à l'activité cytodiérétique ultérieure et à la nutrition du germe fécondé. Ils représentent des éléments non viables qui ne tardent pas à dégénérer et à disparaître. Le plus souvent, le premier globule polaire (équivalent de l'ovocyte de deuxième ordre) se

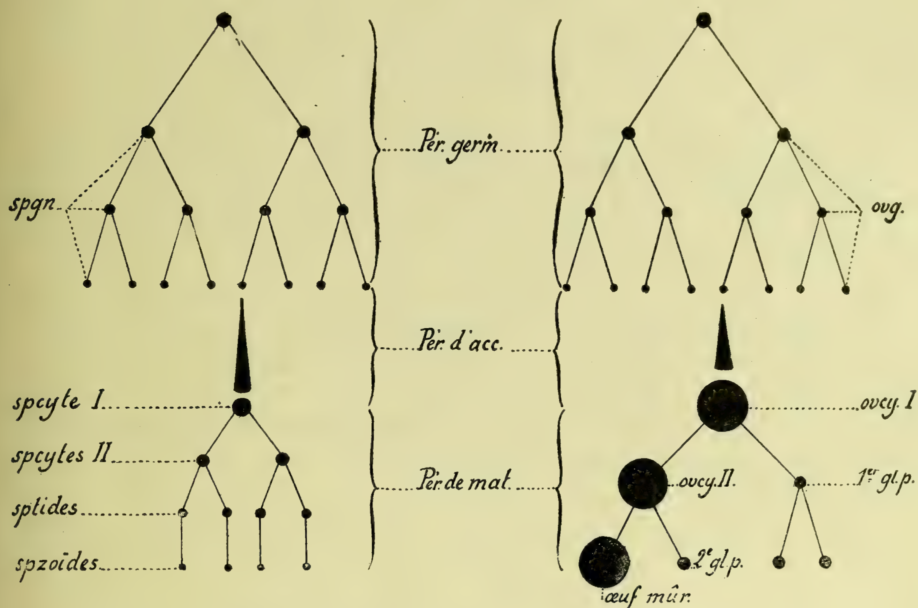


FIG. 743. — *Schémas comparatifs des processus spermatogénétique et ovogénétique.*

divise en deux globules-filles (équivalents morphologiques de l'œuf mûr) par mitose ou amitose (1).

Le deuxième globule polaire ne se divise pas, ou du moins très rarement. D'après KOSTANECKI et WIERZEJSKI, on doit considérer l'expulsion des globules polaires comme le résultat final d'un long développement phylogénétique dont le terme a été l'expulsion d'une quantité déterminée de chromatine par la vésicule germinative et le maintien de presque toute sa masse pour le cytoplasme ovulaire. Pendant ce long développement phylogénétique, le pôle interne des mitoses de maturation a dominé une masse vitelline plus volumineuse que le pôle opposé ; il s'est passé comme une sorte de lutte entre les deux pôles dont l'inégale influence sur le cytoplasme se traduit nettement quand il existe deux asters ; l'aster interne est devenu de plus en plus puissant et de plus en plus développé, au contraire de l'aster périphérique ; finalement, le pôle externe a commandé à une masse vitelline insignifiante qui est devenue la partie protoplasmique du globule polaire.

(1) GIARD, HENNEGUY, MARK, BÜTSCHLI, BOVERI, HERTWIG, GARNAULT, KOSTANECKI et WIERZEJSKI, etc.

Ces globules polaires représentent donc les cellules-sœurs de l'œuf qui renferment la même teneur en chromatine et qui paraissent incapables de fécondation et de développement parce qu'ils possèdent une quantité insuffisante de vitellus, échu à une seule des quatre cellules petites-filles de l'ovocyte de premier ordre. Une preuve évidente de leur valeur morphologique et fonctionnelle a été fournie par FRANCOTTE, qui a observé la fécondation d'un globule polaire particulièrement volumineux.

Nous avons fini maintenant de parcourir le cycle ovogénétique comme nous avons parcouru déjà le cycle spermatogénétique, et il est facile de se rendre compte du parallélisme qui existe entre les deux processus. Nous avons observé, dans les deux cas : 1° une période de multiplication active des cellules souches pendant laquelle les cellules-filles sont semblables à leurs cellules-mères (*période germinative*) ; 2° une période caractérisée par l'augmentation de volume des cellules souches et l'accumulation du matériel deutoplasmique en quantité plus ou moins grande (*période d'accroissement*) ; à la suite de cette seconde période, elles se transforment en spermatocytes de premier ordre et ovocytes de premier ordre ; 3° une période plus courte pendant laquelle chacun de ces derniers éléments se divise deux fois de suite, ils donnent après la première division, les spermatocytes de deuxième ordre d'une part, l'ovocyte de deuxième ordre et le premier globule polaire d'autre part ; après la deuxième, ils donnent les spermatides chez le mâle, l'œuf mûr et le deuxième globule polaire chez la femelle. C'est la *période de maturation* (fig. 743).

CHAPITRE VI

Signification de la spermatogenèse et de l'ovogenèse. — La réduction chromatique et l'hypothèse de l'individualité des chromosomes.

Article premier. — RÉDUCTION CHROMATIQUE

L'étude rapide de la spermatogenèse et de l'ovogenèse, chez l'*Ascaris megalocephala*, nous a montré que ces processus ont pour résultat de distribuer aux noyaux des cellules reproductrices mûres une quantité de chromatine et un nombre de chromosomes réduits de moitié. Ce phénomène capital de la réduction, découvert par Van Beneden chez l'*Ascaris*, a été confirmé par les recherches d'un grand nombre de biologistes et a été étendu à beaucoup d'espèces animales et végétales ; on peut donc le considérer comme une loi générale du développement.

La question est de savoir de quelle manière et à quel moment de l'évolution des produits sexuels se réalise ce processus remarquable. L'étude approfondie des mouvements de la chromatine sexuelle a renseigné les chercheurs sur l'existence d'une réduction numérique des chromosomes (*réduction numérique*) et d'une réduction de la quantité de chromatine (*réduction quantitative*). D'autre part, certaines considérations philosophiques ont fait admettre également une réduction des qualités héréditaires dont les chromosomes seraient les supports (*réduction qualitative*), et ont permis d'édifier les plus célèbres hypothèses sur le mécanisme de l'hérédité. Il s'agit surtout ici des spéculations de Weismann, dont nous donnerons tout de suite un aperçu rapide : il est nécessaire pour la compréhension des résultats obtenus et la signification qu'on doit leur attribuer.

A. **Théorie des déterminants de Weismann.** — D'après Weismann, l'unité fondamentale de l'idioplasma est le *biophore;* c'est une particule invisible à laquelle l'auteur confère, entre autres propriétés, celles de se multiplier et d'être le support d'une qualité particulière. Ces biophores sont agrégés en unités d'un ordre supérieur, les *déterminants;* ceux-ci renferment les biophores homodynames qui contiennent en puissance la détermination possible d'un groupe de cellules identiques. Enfin, les déterminants eux-mêmes se rassemblent en unités morphologiques visibles à l'aide de

nos procédés optiques ; elles répondent aux microsomes ou chromomères du noyau ; ce sont les *Ides*. Chacune de celles-ci contient autant de déterminants qu'il y a d'organes ; l'Ide renferme donc tous les facteurs nécessaires au développement ontogénétique. Ces Ides sont agencées elles-mêmes en files régulières qui correspondent aux chromosomes; ce sont les « *Idantes* ». Les Ides des Idantes sont dissemblables, et chacune d'elles est le support des qualités héréditaires d'un ancêtre différent ; chacune d'elles contient la totalité des déterminants de cet ancêtre. C'est là le résultat de la réduction chromatique et de la fécondation amphimixique après un grand nombre de générations.

Étant donnée cette constitution hypothétique de l'idioplasma, voyons ce qui va se passer au cours des deux divisions de maturation. Dans une mitose ordinaire les chromosomes se segmentent longitudinalement; cette segmentation est consécutive à celle des microsomes (Ides), dont le volume préalablement a doublé par nutrition. Weismann appelle *Idantes* les deux chromosomes-filles obtenus par fissuration longitudinale d'un chromosome-mère, parce qu'ils sont constitués d'Ides identiques, et il désigne cette forme habituelle de la mitose sous le nom de *division équationnelle*. Mais à côté de cette division équationnelle, il existe un autre genre de division qui ne se réalise qu'une fois pendant l'élaboration des produits sexuels : c'est la *division réductionnelle*. A la suite de cette division, les noyaux-filles reçoivent seulement *la moitié des Ides* contenues dans le noyau-mère ; cette réduction est due, suppose-t-il, ou bien à une séparation des chromosomes entiers en deux groupes, ou bien à une division transversale des chromosomes. Dans ces deux cas, le nombre des Ides est nécessairement réduit de moitié.

De plus, la division réductionnelle a encore pour résultat de modifier les combinaisons des Ides et des Idantes dans les cellules sexuelles. La division équationnelle détermine toujours la même disposition des Ides et des Idantes ; en supposant que, dans une espèce donnée, il existe les quatre Idantes *a*, *b*, *c*, *d*, ces quatre Idantes se retrouveront dans les cellules sexuelles mûres de l'organisme issu de la segmentation. La division réductionnelle, au contraire, répartira les Idantes *suivant une combinaison quelconque* dans les cellules mûres, par exemple *ab* et *cd*, ou *ac* et *bd*, ou *ad* et *bc*, et créera ainsi *une différence profonde entre les noyaux sexuels engendrés par l'organisme-mère*. De la sorte s'expliquent facilement les *dissemblances qui existent entre les produits engendrés par la même paire d'ascendants directs*.

Tels sont, rapidement résumés, les points essentiels de la théorie de Weismann pour ce qui concerne la réduction qualitative. Remarquons ici qu'au moment où Weismann admettait l'existence d'une division réductionnelle comme un postulat logique, aucune observation précise n'avait encore été faite sur ce phénomène, et c'est un des résultats les plus intéressants de la biologie générale que la « confirmation partielle de cette prédiction scientifique » (Wilson).

Comme nous allons le voir par l'étude qui va suivre, la théorie en question, vérifiée d'une manière frappante par les recherches réalisées chez certains Arthropodes, a été infirmée par une masse de faits contradictoires qui démolissent le fondement même de l'édifice théorique cons-

truit par WEISMANN. Il n'en reste pas moins une des conceptions les plus puissantes qui aient été élaborées sur le problème de l'hérédité et une des hypothèses les plus fécondes en résultats positifs, étant donné le grand nombre de recherches dont elle a été et est encore le principe.

Passons actuellement dans le domaine des faits et étudions successivement la réduction numérique et la réduction quantitative. Les modes de division des chromosomes au cours des deux divisions de maturation nous occuperont ensuite et nous permettront de vérifier si leur manière d'être est conforme aux spéculations de WEISMANN.

B. **Réduction numérique.** — Comme nous l'avons fait remarquer, les recherches de tous les auteurs démontrent que les cellules sexuelles mûres renferment seulement la moitié du nombre des chromosomes caractéristique de l'espèce (1).

La plupart des observations récentes sur les cellules sexuelles animales et végétales ont montré que la réduction numérique peut apparaître dès le stade de la cellule-mère (ovogonie ou spermatogonie) (BOVERI, HERTWIG, BRAUER chez *Ascaris megalocephala*, etc.). Bien plus, cette réduction existe quelquefois dans les cellules progerminatives et devient une de leurs caractéristiques essentielles (Copépodes, HÆCKER). Une question plus controversée est celle de savoir de quelle manière est obtenue cette réduction. D'après BOVERI, elle s'effectue dans les cellules-mères par résorption d'une moitié des chromosomes. D'après la majorité des auteurs, le spirème des cellules-mères se segmente transversalement en un nombre de chromosomes égal à la moitié du nombre habituel. Les chromosomes ont ainsi la valeur de deux chromosomes ordinaires soudés bout à bout : ils sont dits *bivalents* (2) (HÆCKER, VOM RATH, etc.).

Ce phénomène est désigné sous le nom de *pseudo-réduction* ou *réduction apparente*. Chez une espèce dont les noyaux somatiques possèdent par exemple *quatre* chromosomes, *a*, *b*, *c*, *d*, le spirème *abcd* du noyau des cellules-mères se segmente en deux chromosomes bivalents *ab*, *cd*. Quand la segmentation transversale est consécutive à une division longitudinale antérieure, nous avons :

$\frac{abcd}{abcd}$, puis : $\frac{ab}{ab}$ et $\frac{cd}{cd}$, c'est-à-dire *deux* chromosomes fissurés bivalents.

C. **Réduction quantitative.** — La réduction numérique ne produit pas nécessairement une diminution de la *quantité* de chromatine sexuelle. Le processus qui détermine cette diminution peut être expliqué de la manière suivante. Soit m la masse de chromatine contenue dans la cellule-mère ; on admet que cette masse double pendant la période d'accroissement ; elle devient donc égale à $2\,m$. Les deux divisions de maturation qui se passent ensuite successivement réduisent à $\frac{m}{2}$ cette masse chromatique ; $\frac{m}{2}$ constituera le noyau de la spermie ou de l'œuf mûr.

Cette réduction est due à l'évolution rapide des mitoses de maturation

(1) GUIGNARD a montré que, chez les plantes, cette loi n'est pas absolue.
(2) Fait critiqué par certains auteurs, O. HERTWIG, CARNOY et LEBRUN.

qui, le plus souvent, ne sont pas séparées par un intervalle de repos appréciable. Il est des cas, cependant, où il existe un temps de repos assez prolongé entre la fin de la première division de maturation et le commencement de la deuxième. On observe ce fait dans la spermatogenèse de la plupart des Vertébrés et de beaucoup d'Invertébrés ; il est plus net encore chez les Végétaux, par exemple dans les mitoses polliniques et dans les mitoses de la cellule-mère du sac embryonnaire chez les Liliacées (Guignard). D'après cet auteur, la réduction quantitative ne peut être attribuée qu'à un processus de nutrition très ralentie dans la chromatine chargée des propriétés héréditaires ; il en résulte que celle-ci, même dans les intervalles de repos, ne peut augmenter sa masse, qui demeure égale à ce qu'elle était au moment de sa genèse aux dépens de la division réductrice.

D. **Réduction qualitative.**— Il ne peut être question de réduction qualitative que si l'on admet, avec Weismann, que les chromosomes ou idantes sont constitués par une série d'ides disposées les unes derrière les autres, et différentes les unes des autres par les qualités héréditaires dont elles sont les supports. Dans ces conditions, l'étude des mouvements et du mode de segmentation des chromosomes présente un grand intérêt : de la solution de cette étude doit résulter en effet la confirmation ou l'anéantissement des plus suggestives spéculations qui aient été construites sur le problème de l'hérédité. Les nombreuses recherches, faites avec un intérêt passionné sur ce sujet depuis les mémoires de Weismann, ont conduit à des résultats divergents que l'on peut, avec Hæcker, ranger en quatre groupes principaux.

a) *Processus de réduction de Weismann.*— (Une division équationnelle, une autre réductionnelle.) D'après les observations faites surtout chez différents Arthropodes, la réduction qualitative se réalise dans ces espèces suivant le postulat établi par Weismann ; ce processus peut être schématisé par les formules suivantes :

Dans toutes ces espèces, lors des prophases des spermatocytes et ovocytes, la chromatine se dispose suivant un peloton qui renferme en général autant de chromosomes que le nombre normal de l'espèce considérée ; ces chromosomes sont disposés bout à bout ; soit *abcd*... Ce peloton se fissure tout d'abord longitudinalement ; nous pouvons le désigner par la formule :

$$\frac{abcd\;.\;.\;.\;.\;.}{abcd\;.\;.\;.\;.\;.}.$$

A cette fissuration longitudinale fait suite une segmentation transversale qui ne détermine pas l'individualisation de tous les chromosomes, mais seulement la séparation de chromosomes fissurés bivalents ou :

$$\frac{ab}{ab},\quad \frac{cd}{cd}.$$

Lors de la première division, les chromosomes-sœurs, *ab* et *ab*, *cd* et *cd*, se séparent les uns des autres. Au cours de la deuxième division, les chromosomes bivalents *ab*, *cd* se segmentent transversalement et se décomposent en leurs éléments constitutifs *a* et *b*, *c* et *d*, soit :

$$\frac{a\mid b}{a\mid b}\quad \text{et}\quad \frac{c\mid d}{c\mid d}.$$

Ces groupes de chromosomes à quatre parties peuvent se constituer dès les prophases de la première division de maturation ; on les appelle *groupes quaternes* ou *tétrades*. La deuxième division transversale par laquelle *a* est séparé de *b*, et *c* de *d* représente la division réductionnelle demandée par l'hypothèse de Weismann.

Nous ne pouvons entrer dans le détail des observations qui ont servi à établir le schéma ci-dessus. Nous nous contenterons de faire observer que, d'après les recherches faites sur certains Arthropodes et spécialement sur les Crustacés et les Insectes, les tétrades apparaissent sous la forme soit d'anneaux fermés, soit de paires de bâtonnets bivalents. Les anneaux observés chez certains Arthropodes et Vertébrés inférieurs ont été bien étudiés

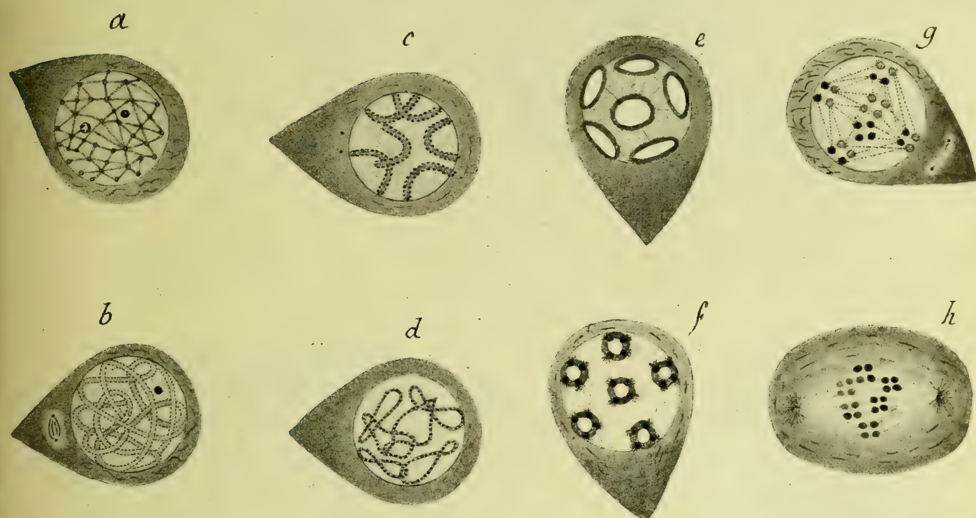


Fig. 744. — *Origine des tétrades chez* Gryllotalpa vulgaris.

a, spermatocyte de premier ordre. Dédoublement longitudinal du réticulum. — *b*, stade spirème ; celui-ci est fissuré longitudinalement. — *c*, le spirème s'est segmenté en 6 chromosomes. — *d*, *e*, les chromosomes s'ouvrent sur toute leur longueur, sauf au niveau de leurs extrémités et constituent 6 anneaux chromatiques qui se régularisent de plus en plus. — *f*, condensation de la chromatine en quatre amas (origine des tétrades).— *g*, *h*, constitution définitive des tétrades; leur mise en place dans la première figure de maturation. D'après vom Rath.

par vom Rath dans la spermatogenèse du *Gryllotalpa* (fig. 744). Dans cet objet, le spirème se fissure longitudinalement avant sa segmentation en chromosomes ; il se divise ensuite en six doubles bâtonnets dont chacun est bivalent, le nombre de chromosomes étant de douze. Ces doubles bâtonnets s'écartent ensuite au niveau de leur région médiane et se soudent par leurs sommets. Ils dessinent ainsi six anneaux fermés. Ceux-ci viennent se placer au niveau de la région équatoriale du fuseau de la première division de maturation, de telle sorte que le plan de la scission longitudinale soit perpendiculaire à l'axe fusorial. Ils se segmentent alors chacun en quatre parties et donnent ainsi naissance à six tétrades typiques ; la première division longitudinale sépare dans chaque tétrade les chromosomes-sœurs bivalents ; la deuxième division transversale sépare chacun des chromosomes simples qui constituent les chromosomes bivalents. D'autres observations de

vom Rath, en particulier sur la maturation des œufs de *Anomalocera Patersonii*, l'ont conduit à des résultats identiques (fig. 745).

Chez certains Copépodes (*Cyclops*, *Canthocamptus*), il ne se forme pas d'anneaux chromatiques parce que la scission du bâtonnet chromatique

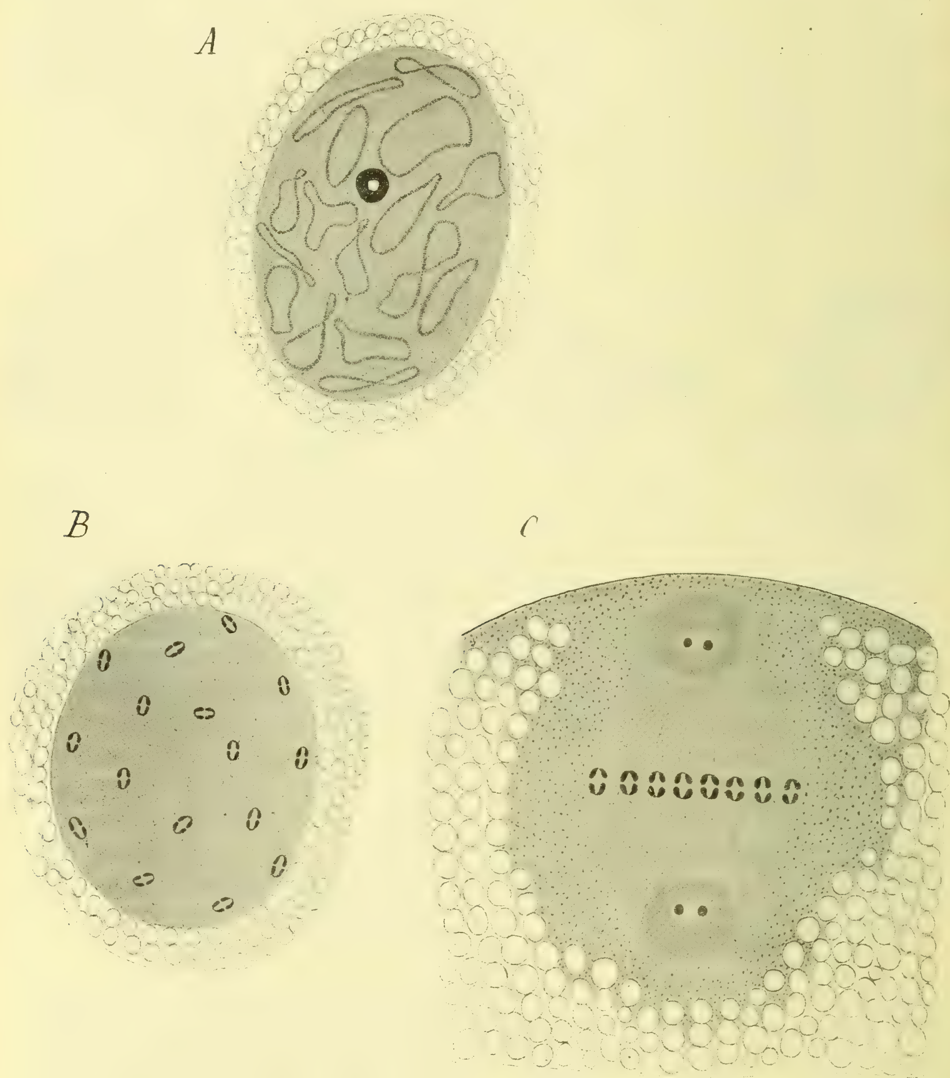


Fig. 745. — *Formation des groupes quaternes chez* Anomalocera Patersonii.

A, les 16 doubles chromosomes constitués à un stade antérieur se sont soudés au niveau de leurs extrémités et ont formé 16 grands anneaux de forme différente (réduit de moitié). — B, les grands anneaux se sont contractés en petits ; l'ébauche d'une deuxième division transversale détermine la formation de groupes quaternes (*id.*). — C, les groupes quaternes se sont disposés au niveau de l'équateur du premier fuseau de maturation. D'après vom Rath.

primaire est complète. Les observations concordantes de Rückert et Hæcker nous renseignent d'une manière précise sur le mode de réduction dans ces espèces. Chez le *Cyclops strennus*, d'après Rückert, le nombre normal des chromosomes est de vingt-deux. Dès les prophases de l'ovocyte, on voit appa-

raître dans la vésicule germinative onze chromosomes bivalents. Ceux-ci se fissurent longitudinalement, se raccourcissent et forment des baguettes

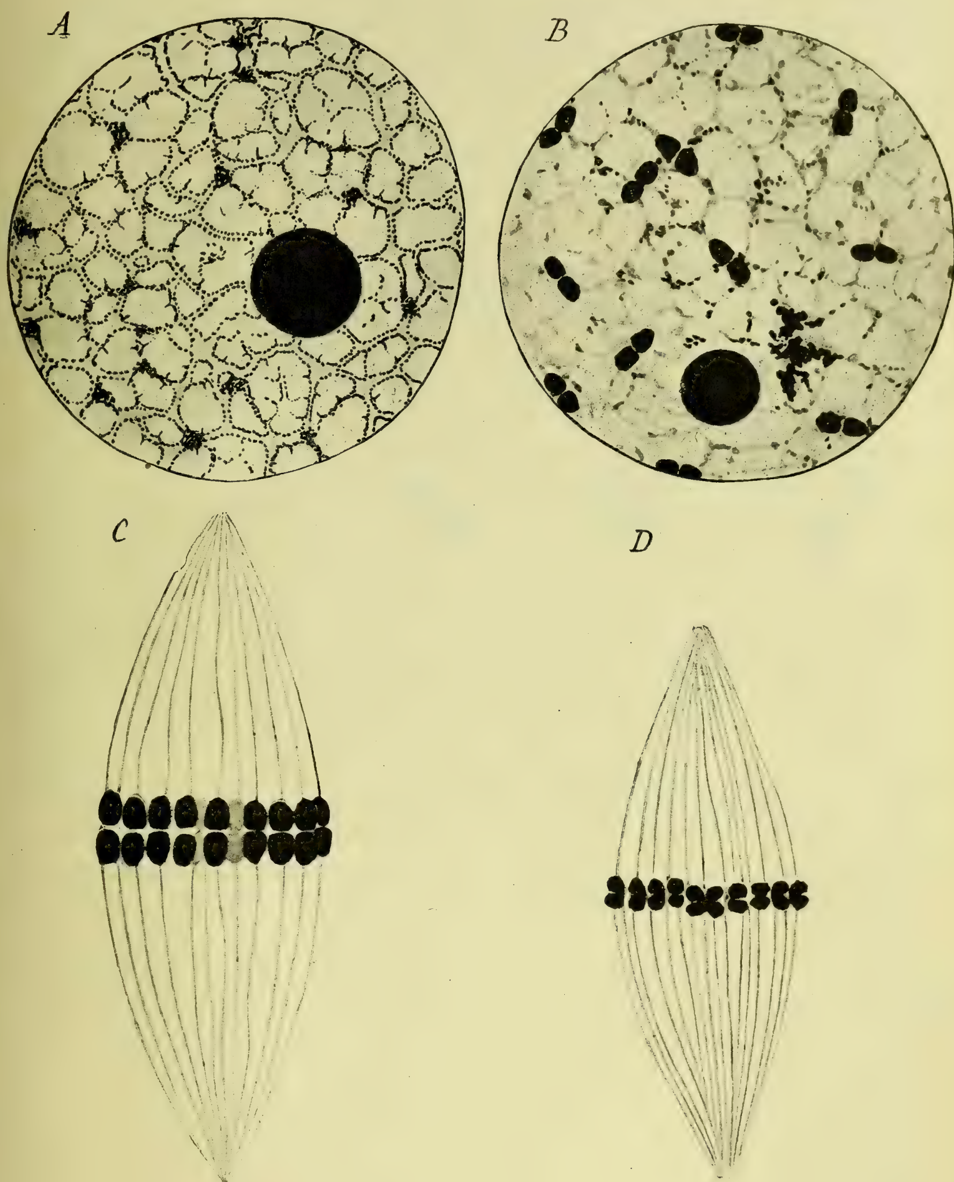


Fig. 746. — Division nucléaire chez *Lithobius forficatus* L.

A, fissuration longitudinale du réticulum chromatique. — B, constitution des chromosomes aux dépens du double réticulum. — C, première division de maturation. — D, deuxième division de maturation avec division transversale des chromosomes. × 1.800.

doubles qui se divisent ensuite transversalement et donnent naissance à onze groupes quaternes ou tétrades. Celles-ci se placent alors à l'équateur

du fuseau de manière que la scission longitudinale soit perpendiculaire à l'axe de ce dernier.

Pendant l'anaphase, qui conduit à la formation du premier globule polaire, les moitiés longitudinales des tétrades se séparent les unes des autres et subissent l'ascension polaire. Les onze dyades qui restent dans l'ovocyte de deuxième ordre exécutent un mouvement de rotation et se placent parallèlement aux fibres du nouveau fuseau qui vient de se former ; il en résulte que le plan de segmentation des dyades est cette fois encore perpendiculaire à l'axe fusorial. Les chromosomes des dyades gagnent les pôles du fuseau et ceux qui sont orientés vers le pôle excentrique contribuent à former le deuxième globule polaire. L'œuf mûr ne contient plus que onze chromosomes simples. La première division est donc équationnelle et la seconde réductionnelle chez le *Cyclops strennus*.

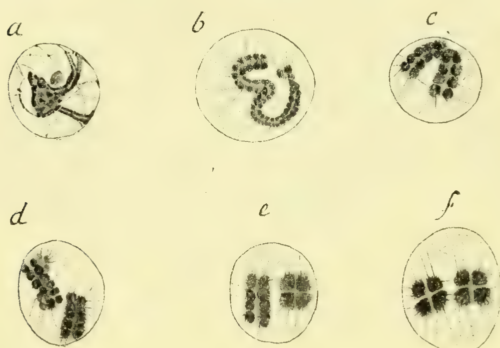


FIG. 747. — *Noyaux spermatocytaires d'*Ascaris megalocephala bivalens.

Formation des 2 tétrades par fissuration longitudinale double du spirème et sa segmentation transversale en deux parties. D'après BRAUER. × 1.060.

Ces faits ont été confirmés, sinon dans les détails, du moins dans ce qu'ils ont d'essentiel. Aux travaux de VOM RATH chez la Grenouille, de HÆCKER chez *Canthocamplus*, sont venues s'ajouter les recherches plus récentes de VOM KLINCKOWSTROEM, de VAN DER STRICHT, de FRANCOTTE, chez les Planaires marins, de BOLLES LEE, d'ANCEL chez *Helix pomatia*, d'ISHIKAWA, de CALKINS, de STEVENS, etc., dans le domaine botanique. On peut observer essentiellement les mêmes processus chez certains Myriapodes [*Lithobius forficatus* (fig. 746) et *Scolopendra cingulata*].

b) *Processus de Boveri* (deux divisions équationnelles). — D'après l'interprétation de BOVERI, établie d'après ses recherches sur l'*Ascaris megalocephala*, chaque tétrade prend naissance aux dépens d'un seul chromosome par deux divisions longitudinales successives. Les quatre chromosomes de la tétrade sont donc équivalents, puisqu'ils sont constitués par des ides petites-filles identiques. Dans l'opinion de BOVERI, sur les quatre chromosomes *a*, *b*, *c*, *d*, renfermés dans les cellules sexuelles primordiales de l'*Ascaris megalocephala bivalens*, deux de ces chromosomes, *c* et *d*, par exemple, disparaissent sans doute par résorption. Il n'y aurait donc pas ici de réduction apparente. Les deux chromosomes qui subsistent se divisent deux fois de suite longitudinalement pour donner :

$$\frac{a \mid a}{a \mid a} \text{ et } \frac{b \mid b}{b \mid b}.$$

groupes quaternes qui sont dissociés en leurs éléments constitutifs à la

suite des deux divisions de maturation. Les cellules sexuelles mûres renferment seulement les éléments chromatiques *a* et *b*, au lieu du nombre quatre originel.

Cette manière de voir de Boveri a été confirmée essentiellement par les recherches de O. Hertwig et de Brauer sur le même objet. Hertwig, cependant, tout en constatant la double fissuration longitudinale des chromosomes primaires, n'attribue pas à ces chromosomes la valeur que leur confère la majorité des chercheurs. Il les considère comme des formations transitoires qui s'édifient sous l'influence des forces mises en jeu pendant la mitose et se résolvent pendant la période de repos consécutive. Brauer a suivi avec grand soin la genèse des tétrades et a remarqué que les premières modifications observables dans les noyaux spermatocytaires consistent dans une fissuration longitudinale double du réticulum chromatique. Aux dépens de ce réticulum prend naissance un spirème fissuré longitudinalement en quatre parties, lequel, chez l'*Ascaris bivalens*, se partage en deux segments à la suite d'une division transversale. Ce sont les deux tétrades. Les chromosomes des tétrades se raccourcissent ensuite et forment des amas compacts et arrondis qui sont réunis les uns aux autres par des filaments lininiens ; à ce moment, les tétrades sont constituées par quatre petits chromosomes sphériques.

A la suite des deux divisions spermatocytaires, les chromosomes de chaque tétrade sont répartis dans les quatre cellules petites-filles, qui reçoivent chacune deux chromosomes. D'après Brauer, comme d'après Boveri et O. Hertwig, il n'y a pas de réduction qualitative dans le sens de Weismann, puisque les chromosomes renferment le même nombre de granulations chromatiques ou d'ides. Il y a seulement réduction numérique et réduction quantitative, déterminée par la rapide succession des deux divisions de maturation qui se suivent sans intervalle de repos.

Cette manière de voir a été confirmée par un grand nombre de travaux sur d'autres groupes d'animaux (Moore chez les Sélaciens, Meves chez *Salamandra maculosa*, Carnoy et Lebrun dans l'ovocyte du Triton, Eisen dans la spermatogenèse du *Batrachoseps*, Janssens dans la spermatogenèse de Triton et tout récemment de de Sinéty chez les principales familles d'Orthoptères).

Certains auteurs sont arrivés à des résultats identiques chez les plantes et en particulier chez les Liliacées (1). D'après les recherches de Guignard chez le *Najas major*, dans le noyau de la cellule-mère des grains de pollen apparaît un filament chromatique continu ; il se dédouble longitudinalement, puis forme six doubles chromosomes par segmentation transversale. Les granulations chromatiques de chaque chromosome simple s'ordonnent pendant un certain temps en deux séries parallèles ; nous constatons ici une deuxième fissuration longitudinale ; puis, cet arrangement devient indistinct à la suite de la contraction des filaments. Au moment où les chromosomes primaires se séparent pendant l'anaphase, la seconde segmentation longitudinale se manifeste à nouveau et débute par l'extrémité du bâtonnet tournée vers la périphérie. Chaque chromosome petite-fille (bâtonnet secondaire) figure alors

(1) Strasburger, Farmer et Moore, Sargant, Mottier, Guignard, Grégoire.

l'aspect d'un V ; cependant, au stade dyaster, tous ces chromosomes se placent parallèlement l'un à l'autre quand la fissuration longitudinale a été complète. Dans la deuxième division qui suit immédiatement la première, apparaissent tout d'abord six chromosomes; chacun d'eux est constitué par deux branches semblables en } ; ce sont les mêmes que ceux qui s'étaient rendus à chaque pôle de la première division. Ces branches se placent parallèlement à l'axe fusorial. Puis, elles se séparent pendant l'anaphase. Chacune d'elles a donc été produite par une seconde division longitudinale du chromo-

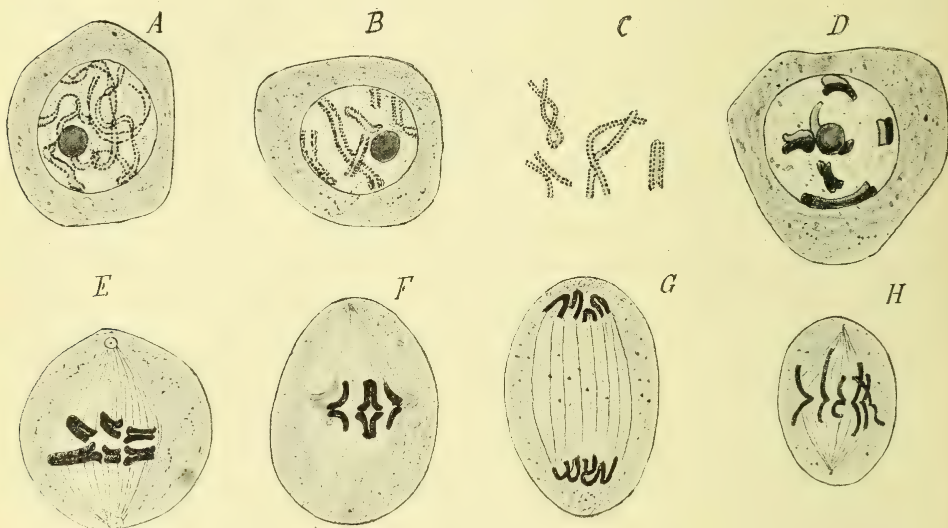


Fig. 748. — *Réduction chromatique dans le* Najas major.

A, cellule-mère définitive de l'anthère. Chromosomes fissurés longitudinalement. — B, chromosomes fissurés ; les deux moitiés de chaque chromosome présentent des granulations chromatiques très fines dont la disposition n'est plus unisériée. — C, chaque moitié d'un chromosome présente deux séries de granules chromatiques; second dédoublement longitudinal (× 750). — D, stade de raccourcissement des chromosomes; on ne distingue plus que les deux moitiés dans lesquelles les deux séries de granules ne sont plus visibles. — E, métaphase. Les doubles chromosomes sont adhérents au fuseau par une de leurs extrémités. — F, début de l'anaphase. On voit de face un double chromosome dont chaque branche s'est fissurée longitudinalement à partir de son extrémité périphérique jusqu'à l'extrémité interne exclusivement; le double chromosome prend alors l'aspect de deux V opposés par leur base. — G, fin de l'anaphase. — H, deuxième division. Métaphase. × 640. D'après Guignard.

some primaire. Chez le Najas comme chez la plupart des Liliacées, la réduction qualitative n'existerait donc pas dans le sens de Weismann (fig. 748).

c) *Processus de Korschelt* (1re division réductionnelle, 2e division équationnelle).— Moins fréquemment observé que les précédents, le processus de Korschelt a été constaté surtout chez les Hémiptères. Korschelt a constaté que la première division est transversale et la deuxième longitudinale chez l'Annélide *Ophryotrocha puerilis* (fig. 749). Montgomery et Paulmier ont confirmé l'existence de ce mode de réduction chez certains Hémiptères. (*Euchistus* et *Anasa*) ; Montgomery admet qu'exceptionnellement cette deuxième division peut être transversale ; elle se rapporte dès lors au mode suivant établi par Wilcox.

d) *Processus de Wilcox* (les deux divisions sont réductionnelles). — WILCOX admet que les deux divisions de maturation sont transversales dans la spermatogenèse de certains Insectes (Sauterelles, *Caloptenus*) (fig. 750). TOYAMA a fait la même observation dans la spermatogenèse de *Bombyx mori*. SABASCHNICKOFF, dans l'ovogenèse de l'*Ascaris megalocephala bivalens*, n'a pas vérifié les observations faites par BRAUER dans la spermatogenèse du même objet. D'après lui, le filament chromatique de l'ovogonie se résout en ses microsomes constitutifs, qui s'amassent en groupes quaternes. Ceux-ci cons-

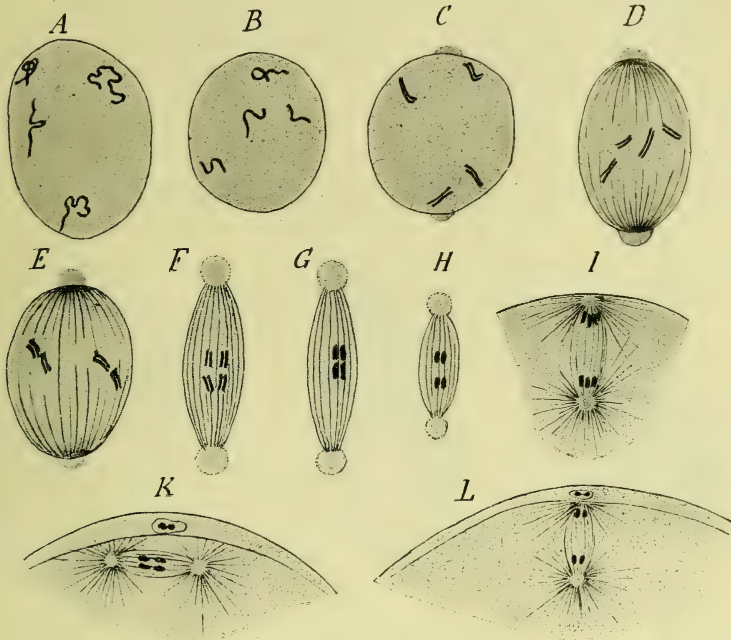


FIG. 749. — *Division de maturation de l'œuf d'*Ophryothrocha puerilis.
A, B, C, division longitudinale des chromosomes. — D, E, F, G, constitution de la plaque équatoriale du premier fuseau de maturation. — C, H, I, première division de maturation. — K, L, deuxième division de maturation. D'après KORSCHELT.

tituent ensemble un filament à quatre parties qui se divise ensuite transversalement en deux parties d'où proviennent les deux groupes quaternes définitifs.

E. **La réduction chez les Unicellulaires.** — Nous n'avons étudié la réduction aux trois points de vue numérique, quantitatif et qualitatif que chez les Métazoaires et les Phanérogames, où elle a été l'objet du plus grand nombre de recherches et où elle est le mieux connue. Les observations récentes réalisées sur les Plantes inférieures et chez les Unicellulaires ont élargi considérablement le sujet et ont mis en évidence la généralité du processus de maturation et de réduction chromatique. Les observations de MAUPAS, JICKELI, HERTWIG, HOYER, etc., montrent que les divisions préparatoires à la conjugaison des Infusoires peuvent être comparées aux phénomènes de maturation des Métazoaires et possèdent la signification d'une réduction chromatique. On a décrit également la formation de véritables globules polaires chez les Héliozoaires (SCHAUDINN). Chez un Coccidium que l'on rencontre

dans l'intestin du *Lithobius forficatus*, l'*Adelea ovata*, il se développe deux formes d'individus, les macrogamètes et les microgamétocytes ; les noyaux des seconds se divisent deux fois de suite, et réduisent, par ce fait même, le nombre de leurs chromosomes et la quantité de leur chromatine ; le noyau de la macrogamète expulse également une partie de sa chro-

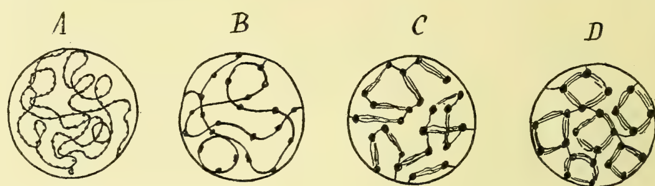


FIG. 750. — *Spermatogenèse chez* Caloptenus.

A, peloton formé d'un filament unique et supportant de nombreux grains chromatiques. — B, rassemblement des grains en 24 points différents du filament. — C, partage du filament en 12 segments bivalents. — D, association de chaque segment avec un segment congénère voisin. Formation de groupes quaternes. Diagramme d'après WILCOX.

FIG. 751. — *Maturation et fécondation chez* Adelea ovata SCHN.

A, macrogamète en voie d'épuration nucléaire avec chromatine en voie d'expulsion et microgamétocyte. — B, macrogamète mûre. Première division du noyau du microgamétocyte. — C, deuxième division du noyau du microgamétocyte. — D, fin de cette division. — E, formation des microgamètes. — F, fécondation de la macrogamète ; à gauche de la figure résidu du microgamétocyte. D'après SIEDLECKI.

matine, et c'est seulement après cette sorte d'épuration nucléaire que s'opère la fécondation (Siedlecki) (fig. 751).

Chez *Actinosphærium Eichornii*, les noyaux des cystes secondaires se divisent deux fois de suite avant la copulation et expulsent chaque fois un globule polaire en forme de noyau. La chromatine pendant ces divisions prend un aspect particulier qui peut être rapproché de celui des groupes quaternes (R. Hertwig).

Dans le domaine botanique, les recherches de nombreux auteurs, en particulier, des élèves de Strasburger, ont conduit à des résultats analogues. On observe un processus assimilable à l'expulsion des globules polaires au cours de la formation des zygospores chez le *Basidiobolus ranarum*. Deux cellules voisines du mycélium forment chacune une excroissance dans lesquelles émigrent les noyaux ; ceux-ci se divisent une fois ; les noyaux-filles externes dégénèrent : ils sont assimilables aux globules polaires ; les noyaux internes, après cette sorte d'épuration chromatique, se conjugent l'un avec l'autre et forment l'œuf (Fairchild).

Chez diverses espèces de *Fucus*, au cours du développement des cellules sexuelles, on observe une réduction numérique très nette des chromosomes. On peut compter trente chromosomes dans la division qui donne naissance à la cellule de la tige et à l'ovogonie souche ; on en remarque seulement de quatorze à seize dans la première division nucléaire de l'ovogonie. Cette ovogonie mitose trois fois de suite, et la dernière de ces divisions montre encore le nombre réduit de seize chromosomes (Strasburger).

Chez les Cryptogames vasculaires (*Equisetum limosum*), les prophases de la première division présentent des chromosomes qui rappellent, par leur disposition, les groupes quaternes des cellules animales (Osterhout). Les chromosomes montrent un aspect analogue chez les Ptérydophytes. Ces tétrades se transforment en dyades dans la première division ; dans la deuxième, elles se réduisent de moitié (Calkins). Dans la formation des gamètes des Fougères, les mitoses observées par Stevens sont précédées par deux divisions longitudinales d'un filament chromatique primaire. Ces divisions sont donc équationnelles au point de vue qualitatif.

Les exemples précédents nous montrent que le processus de la réduction chromatique est un phénomène général et qu'on le trouve à la base de la reproduction sexuée dans toute la série phylogénétique. Il semble assez obscur dans les régions inférieures de la série, puis se perfectionne de plus en plus et devient un mécanisme compliqué et précis chez la plupart des Métazoaires et des Métaphytes étudiés à ce point de vue. La conclusion des recherches actuelles montre qu'il se produit toujours pendant le développement des gamètes mâles et femelles une diminution du nombre des chromosomes et de la quantité de chromatine, qui se trouvent réduits de moitié. Ce fait a pour résultat de maintenir la constance de la quantité de chromatine et du nombre des chromosomes dans l'œuf fécondé. Cette quantité et ce nombre demeurent toujours identiques dans les noyaux d'une espèce donnée; grâce à ce mécanisme, la chromatine est empêchée de doubler à chaque génération. Quant à la question de savoir s'il se produit, en même temps qu'une réduction quantitative et numérique, une réduction des qualités héréditaires, ou réduction qualitative, c'est ce que les recherches

actuelles ne paraissent pas susceptibles de trancher. Il faudrait pour cela que la chromatine fût indubitablement le support des qualités héréditaires et que les granulations qui la constituent supportassent des qualités différentes; il faudrait en outre que ces granulations fussent réduites de moitié pendant les divisions de maturation. Les nombreuses recherches entreprises sur ce problème ne lui ont apporté aucune solution. Si les unes paraissent s'accorder avec le postulat de Weismann, d'autres l'infirment complètement. Les deux divisions de maturation sont en effet équationnelles dans un grand nombre de cas. Peut-être n'y a-t-il pas lieu d'opposer l'une à l'autre les divisions longitudinale et transversale des chromosomes au point de vue qualitatif. Suivant la remarque de Wilcox, les particules chromatiques qui sont susceptibles de constituer les supports des qualités héréditaires d'un ancêtre sont trop petites pour qu'une fissuration longitudinale soit forcément équationnelle. Dans chaque granule chromatique, ces particules sont soumises à des conditions différentes et sont sans doute les supports de qualités différentes. Si l'on se place à ce point de vue, le sens de la division cesse de posséder la valeur fondamentale que lui attribuent de nombreux auteurs. Peut-être le mode de segmentation des chromosomes est-il simplement fonction de leur forme, les chromosomes minces et longs étant plus susceptibles de subir la segmentation longitudinale, les chromosomes gros et courts se divisant de préférence suivant le mode transversal (Montgomery). Le mode de division des chromosomes devient ainsi un phénomène contingent et ne présente pas de valeur théorique particulière. Toutes ces questions paraissent actuellement insolubles parce que nous ne connaissons pas la véritable valeur du chromosome dans la transmission héréditaire. Cette question est connexe avec celle de leur individualité et de leur indestructibilité que nous allons examiner ci-dessous.

Article 2. — LES CHROMOSOMES DES CELLULES SEXUELLES ET L'HYPOTHÈSE DE LEUR INDIVIDUALITÉ

Quand on se rapporte à l'ensemble des faits précédemment décrits on acquiert la conviction, a priori indéniable, que les chromosomes jouent un rôle essentiel pendant les phénomènes de la préparation des éléments sexuels, comme l'on pressent qu'ils joueront également un rôle essentiel dans la fécondation. La constance de leur nombre dans une espèce donnée, la régularité pour ainsi dire mathématique de leur division dans la caryodiérèse, les mouvements compliqués et précis qu'ils exécutent au cours de la préparation des produits sexuels, les phénomènes de réduction numérique et quantitative, sinon qualitative, leur manière d'être dans les cellules constitutives des lignées germinales, tous ces faits paraissent démontrer qu'ils représentent les éléments morphologiques fondamentaux des cellules en général et des cellules sexuelles en particulier. On conçoit, par conséquent, que l'on ait été amené à considérer ces formations comme des *individus morphologiques*, d'un ordre inférieur au noyau qu'ils contribuent à édifier, mais qui se retrouvent dans chaque génération cellulaire avec la

même constitution, et dont l'intégrité et la persistance paraissent aussi essentielles que l'intégrité et la persistance du noyau lui-même. Faut-il donc considérer les chromosomes comme des entités morphologiques substantiellement indestructibles au cours de l'ontogenèse et même de la phylogenèse, ou comme des formations transitoires qui s'édifient et disparaissent dans chaque génération cellulaire ? Examinons les arguments donnés pour ou contre l'hypothèse en question.

A. **Les chromosomes sont des individus permanents.** — L'hypothèse de l'individualité des chromosomes fut établie et défendue par Rabl et Boveri.

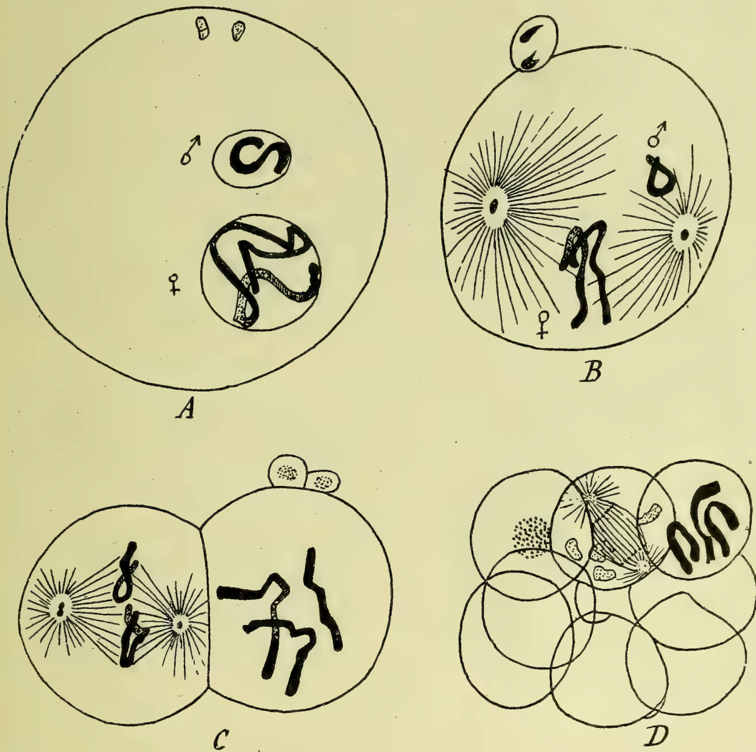


Fig. 752. — *Fécondation croisée de l'œuf* d'Ascaris megalocephala *variété* bivalens *par un spermatozoïde variété* univalens.

A, le pronucléus mâle renferme un seul chromosome ; le pronucléus femelle en contient deux. — B, première mitose de segmentation. La plaque équatoriale est constituée par trois chromosomes, deux femelles et un mâle. — C, deuxième mitose de segmentation. Chaque blastomère renferme 3 chromosomes. — D, stade à 12 cellules ; les 3 chromosomes sont reconnaissables dans la cellule germinative primordiale. D'après Herla, figure empruntée à Wilson.

D'après les études de ces auteurs sur les divisions chez *Salamandra* (Rabl) et chez *Ascaris* (Boveri), les chromosomes ne perdent pas leur individualité à la fin de la division cellulaire ; ils persistent au contraire dans le réticulum chromatique du noyau, dont chacun constitue une partie bien définie. La preuve de leur persistance morphologique dans le réticulum nucléaire en apparence indéchiffrable, c'est que chacun d'eux reparaît à la division suivante avec la forme et la position qu'il possédait dans la cellule-mère (Bovrei, van Beneden). De plus, les recherches de Boveri

sur les variations anormales de la mitose chez l'*Ascaris megalocephala* ont montré que, quel que soit le nombre des chromosomes constitutifs d'un réticulum nucléaire, un nombre exactement identique y prend naissance quand ce noyau entre en division. Si l'œuf fécondé possède un nombre de chromosomes plus grand que le nombre normal, ce même nombre se retrouve dans les cellules où cette numération peut se faire jusqu'au stade gastrula. Il en est de même dans les cas de fécondation croisée de l'œuf d'*Ascaris bivalens* par le spermatozoïde d'*Ascaris univalens* (Herla) : le noyau reconstitue toujours le nombre de chromosomes qui a servi à le former. Ces résultats paraissent indiquer que les chromosomes constituent des entités nucléaires bien définies et représentent des individus qui persistent dans la suite des générations cellulaires (fig. 752).

Suivant la remarque de Wilson, les recherches de Rückert et Hæcker sur la fécondation et la segmentation des Copépodes sont venues apporter une confirmation à l'hypothèse des auteurs précédents. Les pronucléus paternel et maternel ne se fusionnent pas en un noyau unique chez diverses espèces de Cyclops ; ils donnent naissance à deux groupes *séparés* de chromosomes, qui demeurent séparés pendant les clivages ultérieurs, soit au stade de repos des blastomères, soit pendant les différentes phases de la mitose (Rückert, Hæcker). Van Beneden avait observé un phénomène analogue chez l'*Ascaris*. Comme nous le savons, Hæcker a pu suivre cette autonomie des chromosomes paternels et maternels dans les cellules de la lignée germinale dont elle constitue une caractéristique essentielle. Ses recherches plus récentes chez d'autres Copépodes l'ont conduit à de semblables résultats. Évidemment, il s'agit ici de groupes de chromosomes ; mais ces faits n'en représentent pas moins une forte présomption pour la théorie de leur individualité, puisqu'on voit se maintenir l'indépendance des chromatines paternelle et maternelle au cours des nombreuses générations cellulaires de la lignée germinale (fig. 753).

Les observations de Herla sur les variations de la division chez l'*Ascaris megalocephala* sont plus probantes encore au point de vue de la thèse de Boveri, puisqu'au cours de la segmentation, les chromosomes paternels et maternels restent distincts jusqu'au stade de douze cellules. Enfin, dans les cellules ascendantes des spermatozoïdes vermiformes chez Paludina, Meves a vu les noyaux multiples des spermatocytes de deuxième ordre reconstituer, pendant la prophase, un nombre de chromosomes égal à celui qui a servi à les édifier.

B. **Les chromosomes sont des entités transitoires.** — La doctrine de Boveri, déjà combattue par O. Hertwig, Guignard, Brauer, s'est trouvée récemment contredite par Fick, Carnoy et Lebrun à la suite de leurs recherches sur la maturation des Batraciens.

Carnoy et Lebrun ont montré que les chromosomes de la première figure de maturation de l'œuf proviennent de la substance chromatique des nucléoles, dont une partie seulement contribue à les former ; ils constituent des entités morphologiques nouvelles élaborées de toutes pièces au moment de la cinèse, et non susceptibles d'être identifiées avec les chromosomes primitifs du jeune ovocyte. Fick a étudié le même objet et est arrivé à la même conception ; bien qu'ils aient le même aspect aux différents temps du

développement de l'ovocyte, les chromosomes ne sont pas constitués par les mêmes unités élémentaires. Pour employer son ingénieuse comparaison militaire, ils constituent plutôt des « formations de manœuvre », comme les compagnies et les bataillons, qui présentent toujours la même composition et manœuvrent toujours de la même manière, bien qu'à certains moments ils puissent être constitués par d'autres unités (après l'arrivée des

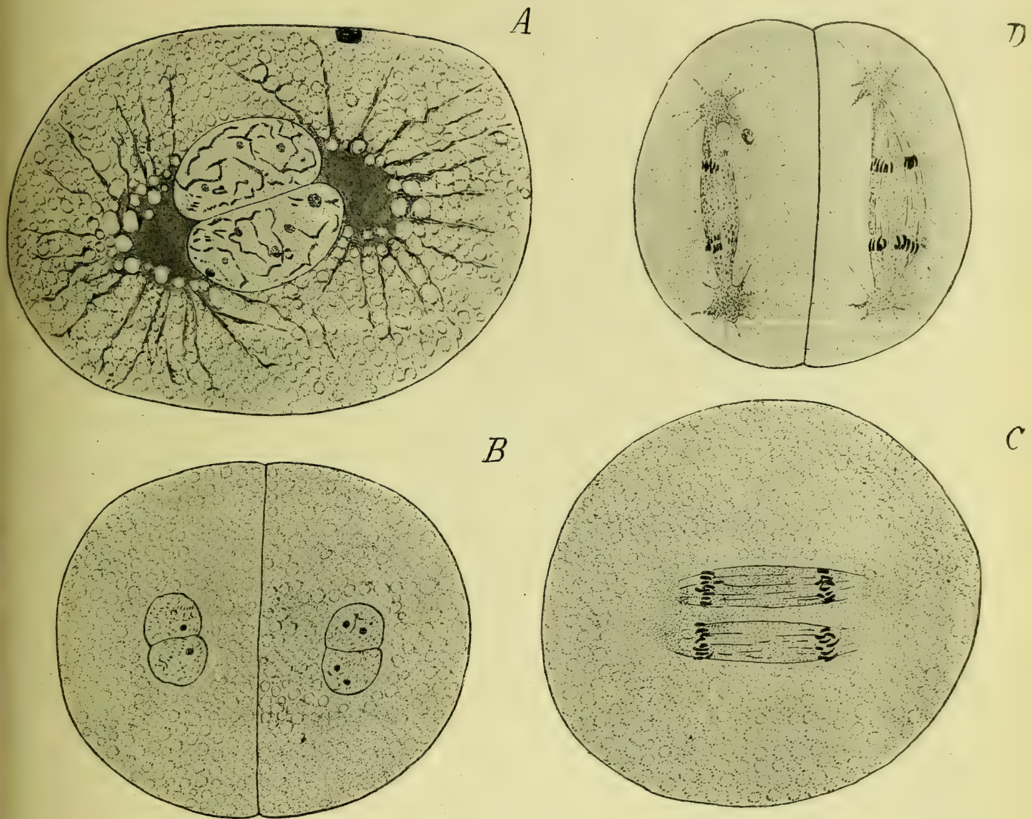


Fig. 753. — *Fécondation et premières mitoses de segmentation chez le* Cyclops strennus. Indépendance des chromatines paternelle et maternelle pendant le repos cytodiérétique et pendant la division. D'après Rückert, figure empruntée à Wilson.

recrues, par exemple). « L'unité de l'apparence provient ici uniquement de la règle de service qui est demeurée la même. »

Beaucoup d'autres biologistes ont partagé cette manière de voir. Schockaert a remarqué récemment que seule une partie de la chromatine sert à l'édification des chromosomes de la première mitose de maturation chez *Thysanozoon Brocchi*. Gardiner, Korschelt, Fol ont démontré des faits analogues. Le même processus s'observe dans la prophase de la première mitose de maturation dans les cellules sexuelles mâles du *Lithobius*.

D'autre part, à la suite de la fécondation mérogonique de fragments anucléés d'œufs d'Oursins, Delage a vu qu'à un stade avancé de la segmentation, les blastomères renferment un nombre de chromosomes égal à

celui que renferment les cellules issues des fragments nucléés ; toute cellule possède donc la propriété spécifique d'élaborer dans son noyau un nombre défini de chromosomes, et, par conséquent, l'hypothèse de leur individualité ne peut aucunement se soutenir. Enfin, Regaud combat lui aussi avec énergie la notion de la chromatine toujours semblable à elle-même au point de vue morphologique et chimique, d'après ses observations sur les réactions variables offertes par cette substance vis-à-vis des matières colorantes basiques.

Les deux manières de voir s'appuient donc l'une et l'autre sur des faits probants et des observations importantes. Aussi, paraît-il actuellement difficile de trancher cette question. Il faut avouer toutefois que la majorité des observateurs semblent plutôt défavorables à l'hypothèse de l'individualité des chromosomes. Les transformations et les mouvements compliqués subis par la chromatine pendant la période d'accroissement, chez les animaux et chez les plantes, paraissent peu conciliables avec la notion de leur individualité. Comme Wilson le fait judicieusement remarquer, les chromosomes ne sont pas les unités ultimes de la structure nucléaire ; celles-ci sont représentées par leurs chromomères ou microsomes constitutifs, doués d'une vitalité indépendante et susceptibles de s'accroître et de se diviser. Ces unités élémentaires peuvent se grouper en agrégats d'un ordre supérieur, les chromosomes, et leur tendance à former de semblables groupes représente un fait de dynamique cellulaire qui est le résultat d'une force édificatrice innée de la substance du noyau. Pour qu'un chromosome donné soit *individuellement* le même que celui qui existait dans le noyau-mère avant sa dislocation en un réticulum, il faudrait qu'il fût constitué exactement par le même groupe de microsomes. Le fait que, dans certains cas, les chromosomes peuvent réellement persister d'un noyau à d'autre sans perdre leur autonomie constitue une présomption en faveur de cette manière de voir. Mais ces derniers cas sont peu nombreux, et en dehors d'eux rien ne démontre qu'une telle reconstitution soit la règle. Bien plus, on sait qu'une partie de ces chromomères peut n'être pas utilisée lors des prophases ovocytaires ou spermatocytaires, et que l'idioplasma peut ne pas être intégralement conservé dans la préparation des produits sexuels.

CHAPITRE VII

Phénomènes morphologiques de la fécondation.

Au sens morphologique le plus large, la fécondation consiste dans la fusion de deux cellules reproductrices ou dans un échange de leurs substances nucléaires.

La fécondation est devenue phylogénétiquement nécessaire à la continuité de la vie chez l'immense majorité des Métazoaires. La seule division des cellules ne peut satisfaire à cette condition que dans des cas très limités. L'énergie de la division, chez la plupart des Uni et Pluricellulaires, finit par s'épuiser, après avoir créé soit un grand nombre d'individus-cellules vivant séparément (Infusoires), soit des organismes multicellulaires (Métazoaires et Métaphytes). Dans le premier cas, les nombreux individus nés par voie agame doivent se régénérer, pour ainsi dire, par un acte spécial de fécondation, au cours duquel ils échangent une partie de leur substance chromatique ; on désigne ce phénomène sous le nom de *conjugaison*. Dans le deuxième cas, chaque organisme différencie parmi ses éléments constitutifs des cellules spéciales, qui s'unissent avec des cellules homologues formées dans un organisme de sexe différent. C'est la *fécondation* ou *fertilisation*, dans laquelle la cellule mixte, ou œuf fécondé, retrouve l'énergie nécessaire pour le nouveau cycle de mitoses qui reconstitueront un autre individu. Les processus de la fécondation sont bien connus, surtout chez les Métazoaires et les Métaphytes, que nous étudierons en premier lieu. Nous examinerons ensuite la conjugaison et les formes plus obscures de la reproduction sexuelle chez les Métazoaires et Métaphytes inférieurs, et chez les Monocellulaires. Nous jetterons enfin un coup d'œil rapide sur la physiologie de la fécondation.

Article premier. — FÉCONDATION CHEZ LES MÉTAZOAIRES

Avant d'entreprendre l'étude de la fécondation, il est nécessaire de la distinguer des processus qui la précèdent et la déterminent.

Il est évident que la fécondation proprement dite a lieu seulement quand les deux noyaux sexuels ou se fusionnent l'un avec l'autre pour

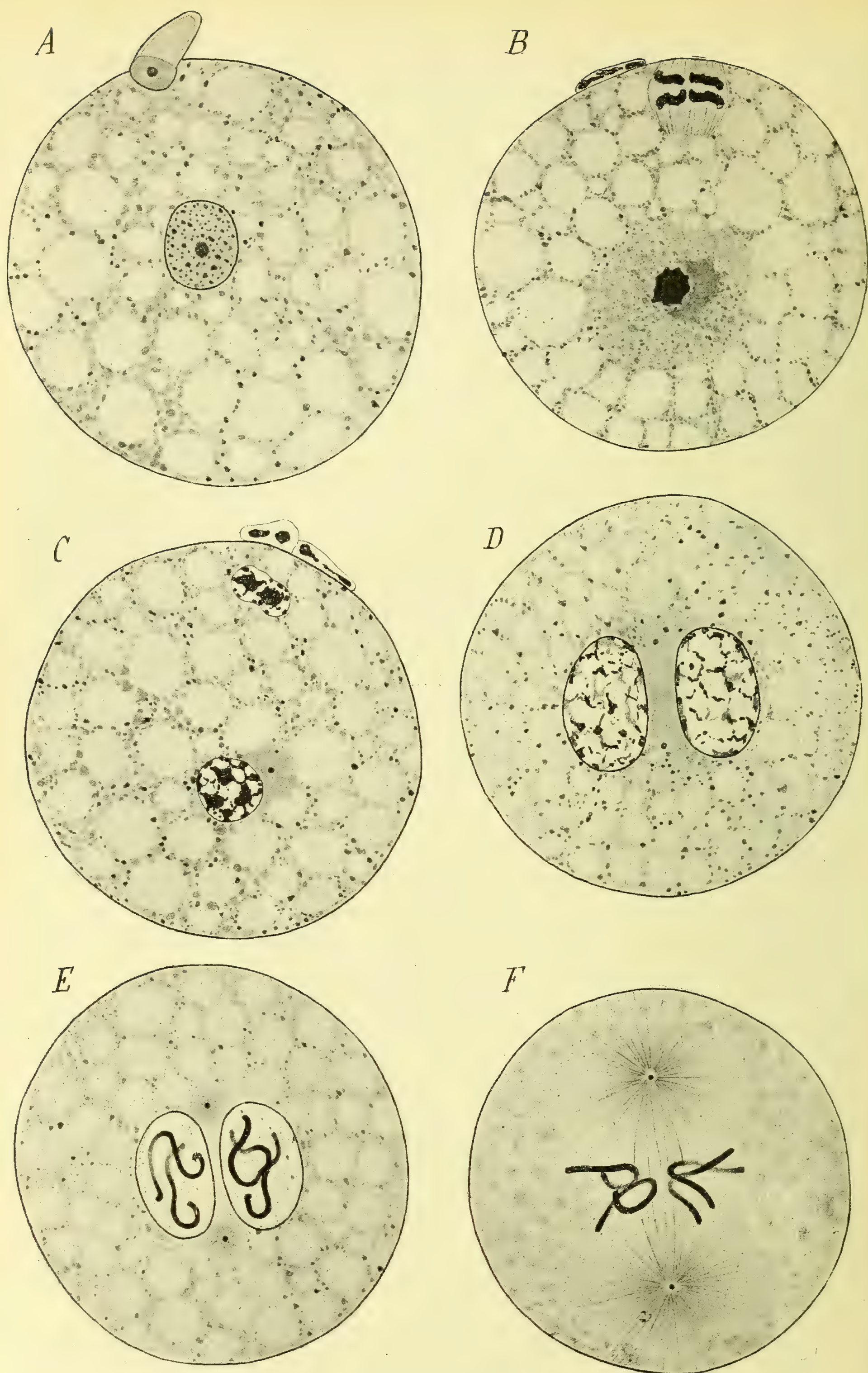


Fig 754. — *Fécondation chez l'*Ascaris megalocephala, *var.* bivalens.

A, union des deux gamètes. La gamète femelle se trouve encore au stade ovocyte de premier ordre. — B, pénétration du noyau mâle ; deuxième mitose de maturation. — C, les pronucléus mâle et femelle sont constitués. — D, rapprochement des pronucléus. — E, élaboration des chromosomes dans leur intérieur. — F, première mitose de segmentation. × 1.500.

former le premier noyau de clivage, ou s'accolent l'un contre l'autre et se préparent à la prophase de la première division ontogénétique. Pendant les phases antérieures, on assiste non seulement à la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, aux mouvements qu'il y exécute, aux transformations qu'y subissent ses différentes parties, mais aussi, dans beaucoup de cas, aux deux divisions de maturation ; l'œuf n'est pas toujours mûr au moment de la pénétration du spermatozoïde et n'est pas apte à l'union des deux noyaux sexuels. Les processus qui se passent avant l'union des noyaux sexuels doivent donc être distingués de ce dernier phénomène et désignés par une expression particulière. Nous les caractériserons par le terme de *phénomènes de la copulation des cellules sexuelles*.

A. **Phénomènes de la copulation des cellules sexuelles.** — Nous pouvons considérer dans ces phénomènes : 1° la pénétration du spermatozoïde ; 2° les modifications du spermatozoïde dans l'œuf, c'est-à-dire la formation du pronucléus mâle et de l'aster spermatique ; 3° la formation du pronucléus femelle.

a) Dans les conditions normales, un seul zoosperme pénètre dans l'œuf la tête en avant (fig. 762, A, et 754, A). C'est celui qui est arrivé le premier au contact de la membrane d'enveloppe. On le désigne quelquefois sous le nom de *spermatozoïde privilégié*. Dans les œufs entourés d'une mince membrane vitelline, le vitellus du pôle animal se soulève et forme une petite excroissance qui va à la rencontre de la gamète mâle : c'est le *cône d'attraction* ou *cône de conception*, qui s'affaisse après l'introduction de cette dernière. Dans les œufs entourés d'un chorion ou de membranes épaisses (œufs des Insectes, de certains Poissons), ces membranes sont perforées d'un ou plusieurs micropyles, grâce auxquels le spermatozoïde peut s'insinuer dans le protoplasme ovulaire. L'œuf sécrète ensuite autour de lui une membrane résistante et impénétrable pour d'autres zoospermes, expulse une gouttelette de substance hyaline et se rétracte à l'intérieur de sa membrane, surtout au niveau du pôle animal dans les œufs télolécithes. Ces derniers phénomènes s'observent facilement sur les œufs fécondés, observés à frais (*Petromyzon*, Herfort).

En règle générale, le zoosperme s'introduit tout entier dans le vitellus (fig. 755) ; mais la queue ne suit pas toujours la tête et sert seulement à amener celle-ci jusqu'au niveau du cône d'attraction. En outre, surtout dans les œufs riches en vitellus nutritif, il se forme, dans la masse de l'œuf, des chemins ou espaces plasmatiques dépourvus d'enclaves, qui facilitent le trajet ultérieur du spermatozoïde. Tels sont les *trous vitellins* décrits par Van Bambecke chez les Amphibiens et visibles après le passage du zoosperme qui laisse derrière lui un chemin pigmentaire (Born, O. Hertwig, Roux, Fick) ; tel est aussi le *cône de pénétration* observé par C. Foot chez *Allolobophora fœtida*.

Ces chemins plasmatiques se forment presque constamment au niveau du pôle animal ; dans les œufs oligolécithes, l'entrée du spermatozoïde a lieu en un point quelconque de leur superficie. De plus, elle peut se réaliser aussi à des moments différents de la maturation, et un grand nombre de recherches ont montré qu'elle ne présente aucun rapport avec le moment de la formation des globules polaires. Ceux-ci sont constitués, en général,

avant la copulation des cellules sexuelles chez les Échinodermes (O. Hertwig, Fol, etc.) ; chez les Nématodes, c'est l'inverse qui a lieu (fig. 754) ; chez les Mollusques, en particulier chez *Physa fontinalis* (Kostanecki et Wierzejski), cette pénétration se réalise pendant la prophase de la première mitose de maturation (fig. 755) ; elle peut se produire aussi après l'expulsion du premier globule polaire (Echinodermes, Tardigrades, Erlanger). Bien plus, dans certains cas, la copulation des cellules sexuelles est une condition nécessaire pour la genèse des globules polaires (Bütschli, chez une espèce de *Rhabditis*).

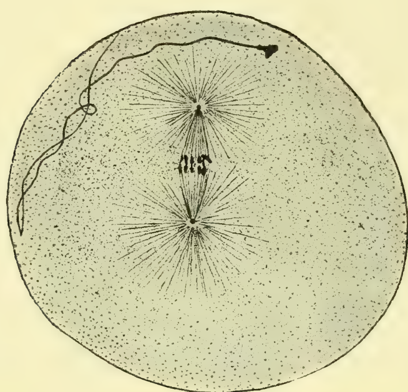


Fig. 755. — *Fécondation chez* Physa fontinalis. Le spermatozoïde a pénétré tout entier dans l'œuf pendant la première division de maturation. — D'après Kostanecki et Wierzejski.

b) Les différentes parties constitutives du zoosperme subissent des modifications importantes peu de temps après sa pénétration dans l'œuf. Tout d'abord la queue se sépare de la tête, puis disparaît dans le cytoplasme, sans doute par résorption (fig. 756). La tête, primitivement constituée par une masse chromatique dense et homogène, se gonfle peu à peu et prend l'aspect d'un noyau avec son réticulum caractéristique. C'est le *pronucléus mâle* Dans certains cas, elle se résout en un certain nombre de grains qui lui donnent un aspect mûriforme. Ce sont les *spermatomérites* (Bœhm). Ces grains se résolvent en petites vésicules qui s'amassent ensuite en un noyau unique.

D'autre part, le corpuscule central du zoosperme, situé au niveau de la pièce intermédiaire, s'entoure peu à peu d'une irradiation astérienne qui devient de plus en plus puissante ; on la désigne sous le nom d'*aster spermatique* ou *spermaster*, et le corpuscule central qu'elle entoure sous celui de *spermocentre*. Dès son apparition, l'aster spermatique est situé entre le centre de l'œuf et la tête du spermatozoïde. Or, la pièce intermédiaire se trouve située derrière la tête du spermatozoïde, et ce dernier pénètre

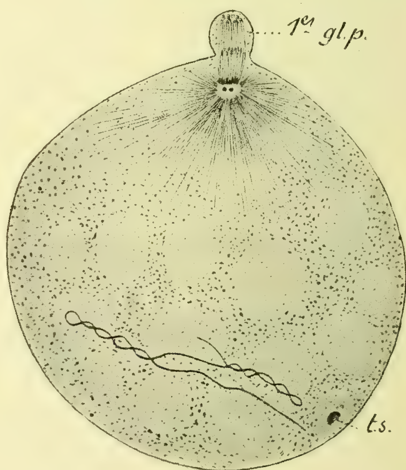


Fig. 756. — *Fécondation chez* Physa fontinalis. La queue spermatique s'est séparée de la tête (*ts*). La première division de maturation est presque terminée ; le centrosome interne est déjà dédoublé en deux centrosomes-filles qui occuperont les extrémités du deuxième fuseau de direction. 1er *g. p*, premier globule polaire. D'après Kostanecki et Wierzejski.

dans l'œuf la tête la première ; il faut donc admettre que celle-ci et la pièce intermédiaire ont opéré un *mouvement de rotation* de 180° : la partie postérieure de la tête, primitivement tournée en dehors, s'est tournée ensuite en dedans (fig. 757). Tous les travaux récents sur la fécondation signalent ce phénomène (1). D'après KOSTANECKI et WIERZEJSKI, cette rotation s'explique par la tendance naturelle du centrosome à se délivrer de sa situation périphérique « anormale » et à se rapprocher du centre de l'œuf : le centrosome occupe en effet constamment ou tend à occuper le centre géométrique des cellules. Après ce mouvement de rotation, l'aster se développe rapidement et s'éloigne de la tête spermatique dont le mouvement centripète est beaucoup plus lent; puis le spermocentre et l'aster se dédoublent et il se forme entre les centres-filles un fuseau délicat (2) (fig. 758).

A une période un peu plus avancée de la fertilisation, le pronucléus mâle vient se placer à côté ou parmi les irradiations de l'aster spermatique.

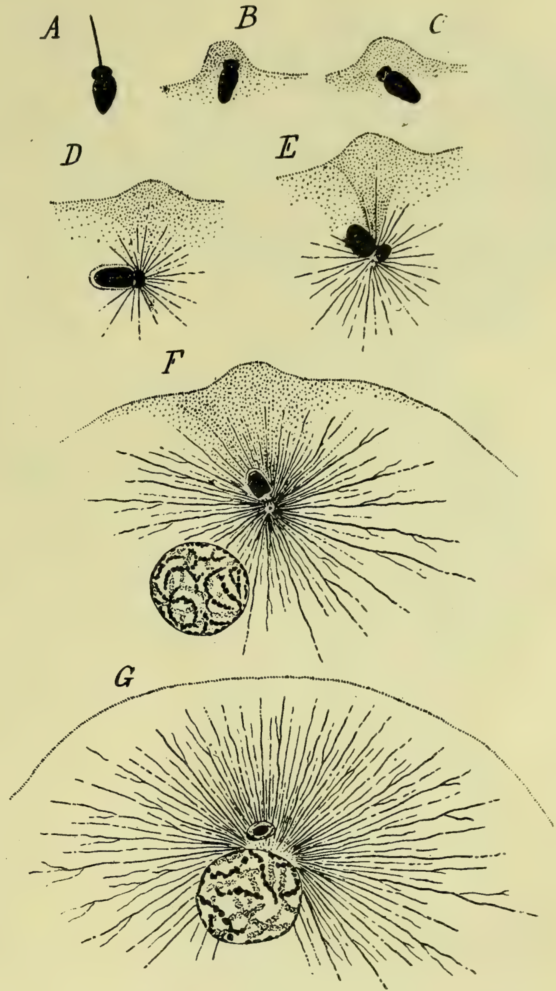


FIG. 757. — *Pénétration et rotation de la tête spermatique chez l'Oursin* Toxopneutes.

A, spermatozoïde avant son introduction dans l'œuf, avec sa tête, sa pièce intermédiaire et une partie de sa queue. — B, C, spermatozoïde immédiatement après son introduction Début de sa rotation ; cône de pénétration. — D, rotation de la tête spermatique, début de la formation de l'aster. — E, rejet de la pièce intermédiaire ; le corpuscule central est situé au foyer des rayons astériens. — F, G, la rotation est terminée ; rapprochement des noyaux-germes, croissance de l'aster spermatique. A, F × 1.600 ; G, × 800. D'après WILSON.

(1) FICK chez Axolotl, BOVERI et KOSTANECKI chez les Echinodermes, HILL chez les Echinodermes et les Ascidies, KOSTANECKI et WIERZEJSKI chez les Mollusques, HERFORT chez les Cyclostomes, etc.

(2) VEJDOWSKY chez *Rhynchelmis*, BRAUER chez *Branchipus*, RÜCKERT chez *Cyclops strennus*, KOSTANECKI et WIERZEJSKI chez *Physa fontinalis*, MEYER chez *Strongylus tétrachantus*, MEAD chez *Chœtopterus pergamentaceus*, etc.

c) Le *pronucléus femelle* se reconstitue à son tour, au cours de tous ces

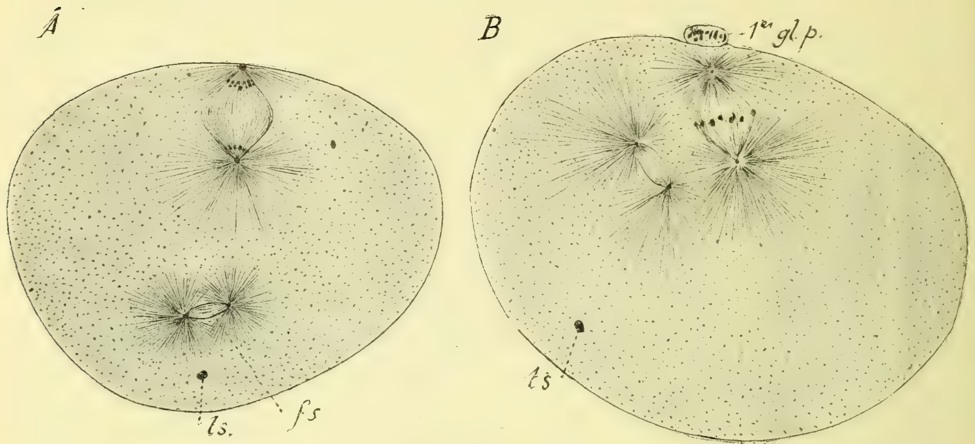


Fig. 758. — *Fécondation chez* Physa fontinalis.

A, début du dédoublement du spermocentre en deux spermocentres-filles, entre lesquels se différencie un petit fuseau spermatique (*fs*). Les deux spermasters sont bien développés. *ts*, tête spermatique. — B, stade un peu plus avancé que le précédent. 1er *gl. p*, premier globule polaire. D'après Kostanecki et Wierzejski.

processus, aux dépens des chromosomes restés dans l'œuf après la deuxième mitose de maturation (fig. 759). Ceux-ci repassent rapidement par le stade spirème, puis reforment un noyau au repos. Comme on l'a vu plus haut, le moment de la formation de ce dernier peut être antérieur, contemporain ou postérieur à la copulation des cellules sexuelles. Le corpuscule polaire ou ovocentre demeuré dans l'œuf et l'aster qui lui correspond disparaissent peu à peu ; puis le pronucléus femelle, tout d'abord très petit, augmente progressivement de volume et atteint bientôt un volume à peu près égal à celui du pronucléus mâle.

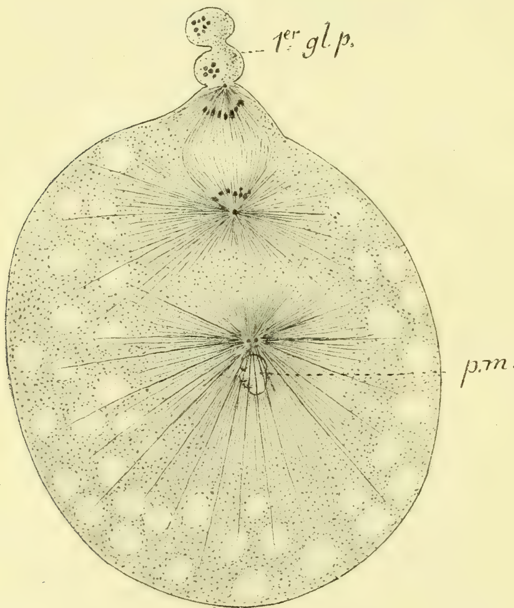


Fig. 759. — *Fécondation chez* Physa fontinalis.

Début de la formation du pronucléus femelle (*p. m*). — 1er *gl. p*, premier globule polaire : la deuxième mitose de maturation se trouve au stade de l'anaphase : début de l'expulsion du deuxième globule polaire. D'après Kostanecki et Wierzejski.

B. Phénomènes de la copulation des noyaux sexuels. — Une fois constitués, les deux pronucléus parviennent bientôt au contact l'un de l'autre (fig. 760). Tantôt c'est le pronucléus mâle qui se rapproche du pronucléus femelle, tantôt c'est

l'inverse qui a lieu, tantôt ces deux noyaux gagnent simultanément la région centrale de l'œuf. Chez l'*Ascaris*, ils se réunissent vers le milieu d'un rayon de l'œuf (fig. 754) ; chez d'autres Nématodes (*Rhabditis teres*), ils se rencontrent tantôt à un pôle, tantôt à l'autre (ERLANGER). Les deux noyaux sexuels offrent, en général, le même volume ; mais on constate beaucoup d'exceptions à cette règle. Dans l'œuf d'Oursin, le pronucléus femelle est souvent plus volumineux que le pronucléus mâle ; chez le *Shynchelmis*, on constate le contraire (VEJDOWSKY). Certaines espèces de *Rhabditis* possèdent un pronucléus mâle légèrement plus volumineux que le pronucléus femelle (ERLANGER).

Dans beaucoup de cas, les deux noyaux sexuels s'appliquent étroite-

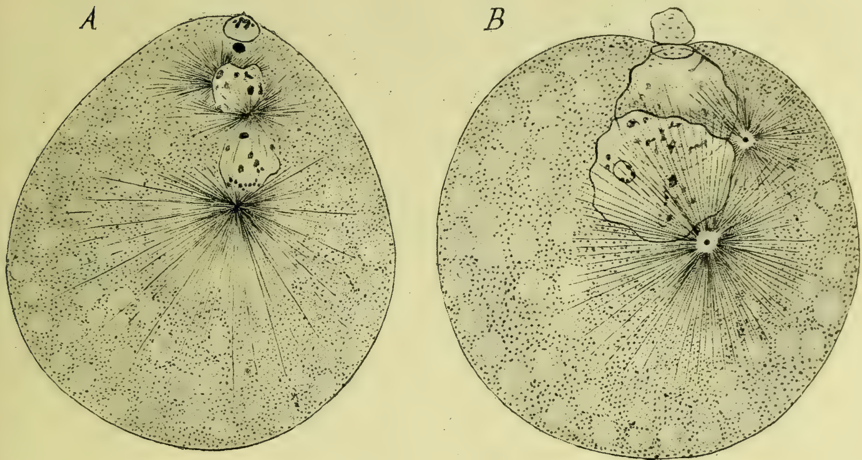


FIG. 760. — *Fécondation chez* Physa fontinalis.

Rapprochement, puis accolement des deux pronucléus. En B, les deux pronucléus ont atteint leur volume définitif. D'après KOSTANECKI et WIERZEJSKI.

ment l'un contre l'autre et la région de leurs membranes, suivant laquelle ils se trouvent en contact, est dite *plan de copulation*. Tel est le cas chez beaucoup de Mollusques [KOSTANECKI et WIERZEJSKI (fig. 760, B)], chez l'*Ascaris* [VAN BENEDEN, BOVERI, ERLANGER, CARNOY (fig. 754, D, E)], chez certains Annélides (*Ophryotrocha puerilis*, KORSCHELT), chez les Reptiles (OPPEL, NICOLAS), etc. Bien plus, chez les Copépodes, non seulement les noyaux sexuels conservent leur individualité, mais aussi les groupes de chromosomes paternels et maternels au cours de la première mitose de segmentation, et même dans les générations ontogénétiques ultérieures (RÜCKERT, HÆCKER).

Dans beaucoup d'autres cas, les noyaux sexuels se fusionnent en un noyau unique, le *premier noyau de segmentation*. Quelquefois le noyau spermatique demeure assez longtemps distinct du noyau femelle, comme chez les Echinodermes et en particulier *Toxopneustes variegatus* étudié par WILSON et MATHEWS (fig. 761). Dans cet objet, le noyau spermatique, beaucoup moins volumineux que son congénère femelle, s'applique tout d'abord contre ce dernier, puis s'enfonce dans sa masse, y figure une sorte de lentille biconvexe dont la structure devient de plus en plus lâche ; la

limite entre les deux noyaux disparaît bientôt et ils finissent par constituer un noyau de segmentation unique dans lequel il devient impossible de

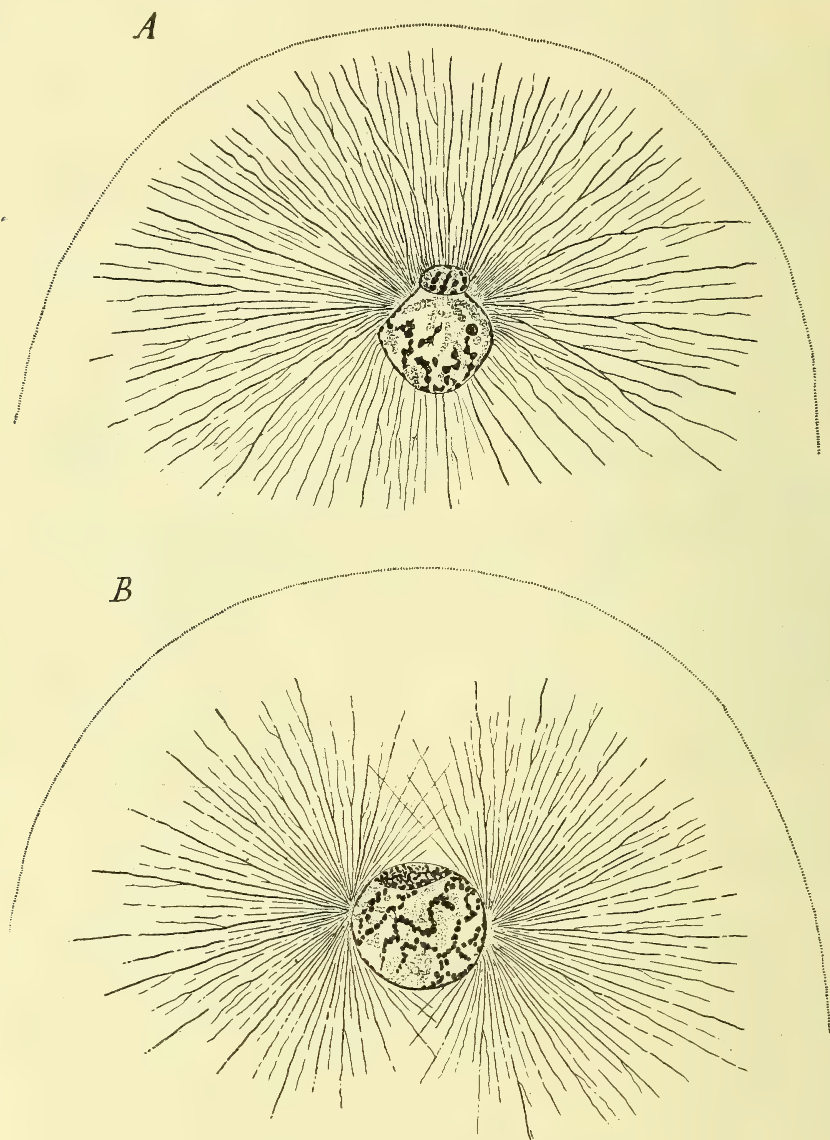


FIG. 761. — *Copulation des noyaux sexuels dans l'œuf de* Toxopneutes.

A, union des noyaux sexuels. Le pronucléus mâle est encore plus petit que le pronucléus femelle. — B, le pronucléus mâle est enchâssé dans le pronucléus femelle. Division de l'aster spermatique. × 1.000. — D'après WILSON.

distinguer les chromatines paternelle et maternelle. On peut faire une observation analogue chez *Strongylocentrotus lividus*. Pendant que s'accomplit cet accolement ou cette fusion des pronucléus, les deux spermocentres-filles s'écartent l'un de l'autre, se placent aux deux pôles du noyau de segmentation ou aux deux extrémités du plan de copulation et déterminent ainsi la prophase de la première mitose ontogénétique (fig. 754, E, F).

Il résulte des processus que nous venons de décrire que le phénomène essentiel de la fécondation consiste dans l'union d'un noyau d'origine maternelle avec un noyau d'origine paternelle pour constituer le noyau primaire

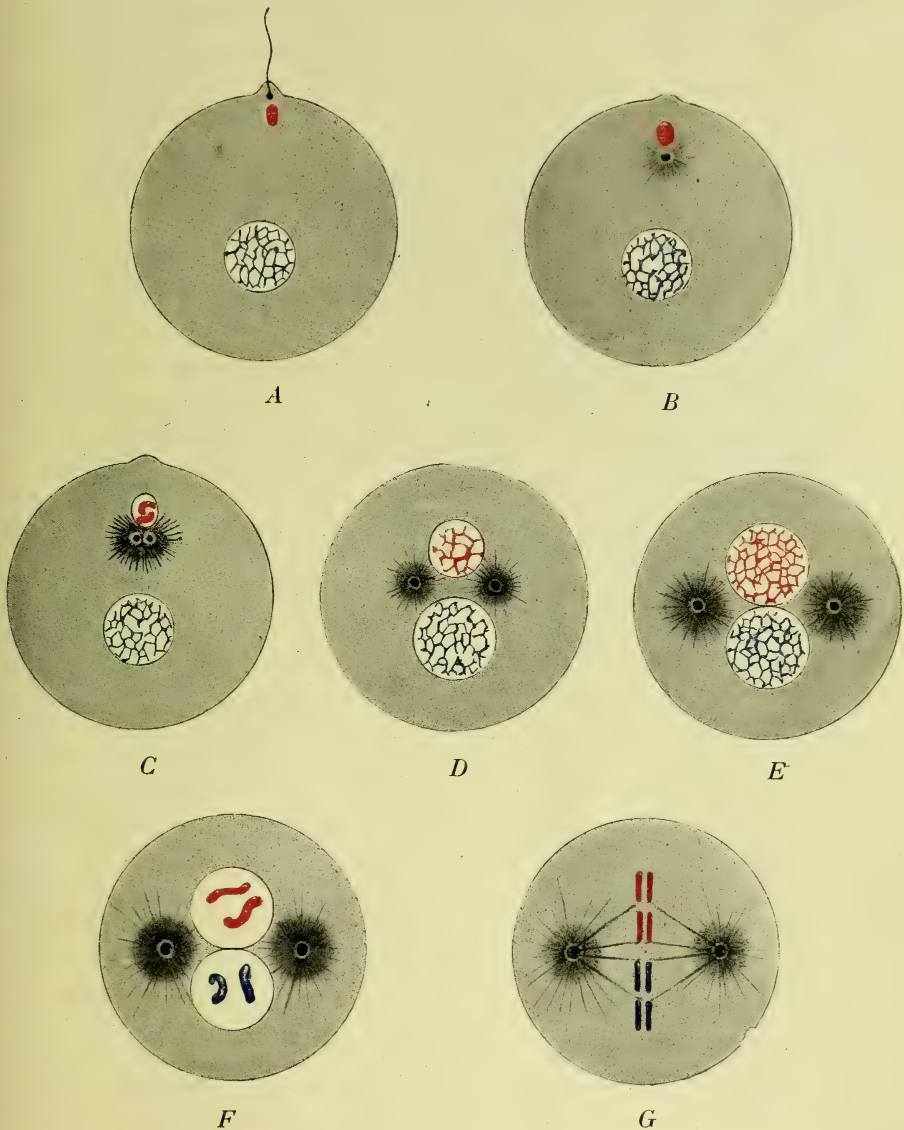


Fig. 762. — *Différentes étapes de la fécondation. Représentation schématique.*

A, pénétration du spermatozoïde au niveau du cône de fertilisation. — B, la tête spermatique a subi un mouvement de rotation de 90°; le spermocentre est orienté vers la région centrale de l'œuf. Développement de l'aster spermatique. — C, début de l'édification du pronucléus mâle et dédoublement du spermocentre. — D, les deux spermocentres-filles sont fortement écartés l'un de l'autre et sont entourés chacun d'un aster. — E, le pronucléus mâle est complètement développé et se trouve en contact avec le pronucléus femelle. Les deux spermocentres-filles sont situées sur le prolongement du plan de copulation. — F, prophase de la première division de segmentation. Les chromosomes mâles et femelles se sont différenciés en leurs noyaux respectifs. — G, métaphase de la première division de segmentation. Les chromosomes paternels et maternels prennent une part contributive égale à la constitution de la plaque équatoriale. D'après Boveri.

de l'embryon. Il résulte aussi des phénomènes de réduction chromatique étudiés antérieurement que chacun de ces noyaux, ne possédant que la moitié du nombre des chromosomes et la moitié de la quantité de chromatine caractéristique de l'espèce, reconstitue en se combinant avec son congénère un noyau mixte qui renferme le nombre total des chromosomes et la quantité normale de chromatine. Ce noyau mixte, premier noyau de segmentation ou de clivage, donnera naissance, en se divisant par mitose, à tous les noyaux du futur organisme qui contiendront tous une part exactement égale des substances nucléaires paternelle et maternelle. Les différentes étapes de la fécondation et l'équivalence des chromatines paternelle et maternelle pour la constitution de la première mitose de clivage est nettement indiquée par le schéma ci-contre emprunté à Boveri (fig. 764).

Ces faits établissent donc d'une façon apparemment indubitable que les chromosomes représentent l'élément essentiel de la transmission héréditaire, comme l'indiquent l'équivalence de leur nombre et de leur taille, et les processus merveilleux de précision et de complexité observables au cours de leur édification. *L'étude de la préparation chromatique des produits sexuels et celle de la fécondation ultérieure nous conduisent donc à cette considération fondamentale que la chromatine représente la base physique de l'hérédité.*

C. **Histoire de la découverte de la fécondation.** — La découverte des processus morphologiques de la fécondation chez les Métazoaires est d'acquisition relativement récente. Martin Barry paraît être le premier qui ait observé la pénétration d'un spermatozoïde au travers des enveloppes de l'œuf du Lapin (1839). Deux siècles auparavant, Lœwenhoeck avait émis l'hypothèse que le spermatozoïde doit s'unir avec l'œuf pour déterminer le développement. Quelques années après Martin Barry, Newport (1853) semble avoir constaté avec plus de certitude la réelle pénétration du spermatozoïde dans la substance même de l'œuf de Grenouille, et les recherches ultérieures de Calberla, de Kuppfer et Benecke chez le Petromyzon ont mis hors de doute la constance et la nécessité de ce processus. Les premières descriptions complètes de la fécondation sont dues à H. Fol (1877); il en a suivi les phases successives, et ses importantes recherches ont ouvert l'ère des observations qui ont porté à un si grand degré de perfection nos connaissances sur ce sujet.

A l'histoire des découvertes modernes sur la fécondation, grâce auxquelles le problème de l'hérédité commence à recevoir une solution, se rattachent surtout les noms de O. Hertwig, Van Beneden, Weismann, Boveri dans le domaine animal ; de Strasburger et Guignard, dans le domaine végétal.

O. Hertwig a montré le premier (1875), que dans l'œuf d'Oursin fécondé artificiellement, il se forme deux noyaux, dont l'un est d'origine ovulaire, l'autre d'origine spermatique et dont la réunion constitue le noyau souche de toutes les générations nucléaires ultérieures. Cette conclusion fondamentale a été vérifiée et étendue au règne végétal par Strasburger et Guignard. Elle fut complétée ensuite par les belles recherches de Van Beneden sur la fécondation de l'œuf chez *Ascaris megalocephala*. Grâce à ses observations précises sur un matériel particulièrement favorable, Van Beneden a pu mon-

trer l'équivalence des noyaux germes qui apportent chacun au premier noyau de segmentation une part égale de chromatine. Les observations ultérieures de Van Beneden lui-même (1887-88), de Boveri, de Carnoy (1887) sur l'*Ascaris* et autres Nématodes ont vérifié puis étendu ces conclusions et ont posé la question de la réduction numérique et la loi de constance du nombre des chromosomes.

D. **Questions controversées de la fécondation.** — L'ensemble des recherches faites jusqu'à ce jour ont confirmé les résultats obtenus par les auteurs précédents et précisé un grand nombre de points de détail. Aussi, les phénomènes morphologiques de la fécondation, étudiables à l'aide des procédés techniques actuels, sont-ils maintenant bien connus, et c'est à peine s'il reste encore quelques questions controversées qui attendent leur solution définitive. Parmi ces questions, une des plus importantes est de savoir quelle est l'origine des corpuscules centraux de la première division de segmentation.

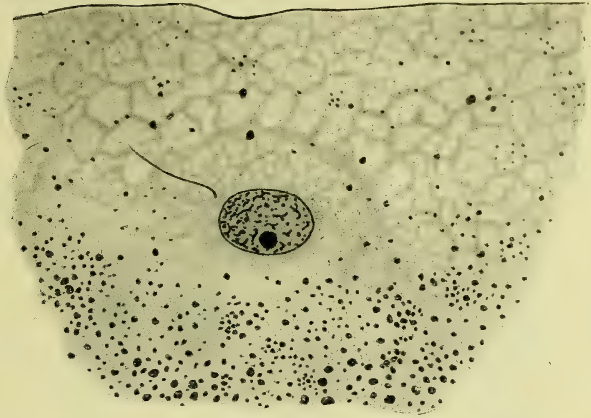


Fig. 763.— *Disque germinatif de l'œuf d'*Anguis fragilis *avec un mérocyte.* A côté de ce dernier se trouve un filament axile. D'après une préparation de A. Nicolas. × 1.200.

Les recherches concordantes des biologistes jusqu'en 1891 (1) avaient fait admettre la conclusion que les corpuscules polaires du premier fuseau de segmentation provenaient du spermocentre ; mais Fol admit en 1891, d'après ses études sur les Echinodermes, que le centrosome demeuré dans l'œuf après la deuxième division de maturation et le spermocentre introduit par le spermatozoïde, se divisent l'un et l'autre en deux parties ; ces parties se fusionnent ensemble de telle sorte que chacun des deux centrosomes du premier fuseau de segmentation est formé d'une moitié spermatique et d'une moitié ovulaire. Ces mouvements des centrosomes spermatiques et ovulaires ont été désignés par Fol sous la dénomination expressive de *quadrille des centres*. L'existence de ce processus a été confirmée ensuite chez d'autres animaux et chez les plantes (Mollusques : *Crepidula plana*, Conklin ; Liliacées : *Lilium Martagon*, Guignard).

Les recherches ultérieures, étendues à un nombre considérable d'espèces animales, n'ont pas vérifié cette manière de voir. Les résultats de ces travaux sont tous concordants : les corpuscules polaires du premier fuseau de segmentation proviennent toujours du spermocentre, et l'ovocentre demeuré dans l'œuf après la deuxième division de maturation dégénère ou dispa-

(1) Platner, Vejdowsky, Hertwig, Fick, etc.

raît (1). De plus, les nombreuses recherches réalisées sur les Echinodermes, objets étudiés par Fol, ont infirmé les observations de ce dernier et n'ont pas vérifié l'existence du quadrille des centres (2). D'après les études de Kostanecki et Wierzejski sur *Physa fontinalis*, objet voisin de celui étudié par Conklin, les centrosomes proviennent exclusivement du spermocentre ; mais, pour ces auteurs, une certaine partie de l'aster spermatique provient de l'aster ovulaire que le premier s'est assimilé après la deuxième mitose de maturation. D'autre part, Wheeler admet que l'ovocentre seul fournit les centrosomes de la première mitose de segmentation chez *Myzostoma glabrum* ; il n'existe dans cette espèce ni spermocentre, ni aster spermatique. Cette nouvelle opinion a trouvé peu d'adhérents et a été infirmée par les recherches de Kostanecki dans le même objet. Les centrosomes du premier fuseau proviennent donc du spermocentre d'après la majorité des auteurs.

La même question s'est naturellement posée au sujet de l'origine des sphères et asters du premier fuseau de segmentation. Les biologistes qui admettent la nature spécifique de ces formations recherchent naturellement leur genèse aux dépens d'une substance préformée d'origine soit ovulaire, soit spermatique.

Pour certains auteurs (3), les astrosphères proviennent du filament spermatique, c'est-à-dire de la queue ou d'une partie de cette dernière ; pour Kostanecki et Wierzejski, elles sont issues de la pièce intermédiaire du spermatozoïde et s'accroissent aux dépens de l'aster ovulaire demeuré dans l'œuf après la deuxième mitose de maturation. Pour les auteurs qui admettent la nature endocinétique de ces formations, elles sont produites par l'action du spermocentre sur le vitellus ambiant, dont le mitome s'organise en travées radiaires de plus en plus puissantes et de plus en plus nombreuses (Erlanger, Herfort, etc.).

Les faits précédents nous apprennent donc que des trois entités cytologiques fondamentales qui constituent l'œuf fécondé, la première, le cytoplasma, est fournie par l'œuf ; la seconde, le noyau, dérive en quantités rigoureusement égales des deux cellules sexuelles ; la troisième, le corpuscule central, est exclusivement fournie par le spermatozoïde. Nous examinerons ultérieurement la signification théorique de ces résultats et comment ils sont susceptibles d'une généralisation plus grande en étudiant la fécondation chez les Végétaux et les Unicellulaires. Il nous faut tout d'abord jeter un coup d'œil rapide sur une anomalie fréquente de la fécondation normale. C'est la surfécondation ou polyspermie.

E. **Polyspermie.** — Dans la fécondation normale, l'œuf accepte *un seul* spermatozoïde et se défend par la sécrétion d'une membrane contre la pénétration des congénères de ce dernier. Dans certains cas, cependant, l'œuf permet la pénétration de plusieurs spermatozoïdes : on dit alors qu'il y a *polyspermie* ou *surfécondation*. Celle-ci peut être ou normale ou accidentelle.

(1) Fick (Axolotl), Rückert (*Cyclops strennus*), Maed (*Chœtopterus pergamentaceus*) ; O. Meyer (*Strongylus tetracanthus*), Sobotta (*Souris*).

(2) Reinke, Wilson et Mathews, Hill, V. Rath, Kostanecki et Wierzejski, Boveri.

(3) Vejdowski, Henking, Fick, Wilson et Mathews, Hill, etc.

La polyspermie paraît constituer un processus normal du développement chez beaucoup d'espèces animales. Un seul spermatozoïde s'unit au pronucléus femelle dans tous ces objets; les autres se multiplient dans le vitellus, produisent un grand nombre de noyaux qui dégénèrent ou donnent naissance aux *noyaux vitellins* encore appelés *mérocytes*. D'après BOVERI, leur présence et pour ainsi dire leur action trophique spéciale, faciliterait l'élaboration et l'assimilation du deutoplasme abondant et passif des œufs télolécithes.

Cette polyspermie physiologique se réalise dans les œufs de certains Insectes et de certains Vertébrés inférieurs (1).

D'après les récentes observations de A. NICOLAS sur la fécondation chez les Reptiles, les noyaux accessoires observables en grand nombre dans les œufs de l'*Anguis* proviennent de spermatozoïdes qui se sont introduits dans le disque germinatif et se sont disséminés dans toute son étendue. Tous ces noyaux montrent à leur côté un mince filament ; il représente la queue du zoosperme non encore digérée par le vitellus, et offre au niveau de sa base un véritable aster spermatique. Chez Anguis comme chez les Sélaciens étudiés par RÜCKERT, la pénétration des spermatozoïdes supplémentaires paraît se faire à peu près simultanément et presque en même temps que celle du zoosperme fécondant (fig. 763).



FIG. 764.— *Polyspermie chez* Strongylocentrotus lividus. × 1.200.

Dans la polyspermie accidentelle, plusieurs spermatozoïdes ne peuvent s'introduire dans l'œuf qu'à la faveur d'un trouble de ses propriétés vitales. Ce résultat peut être obtenu à la suite d'une anesthésie ou intoxication faible déterminée par l'immersion des œufs dans des solutions très étendues d'hydrate de chloral, de nicotine (O. et R. HERTWIG), ou d'autres substances toxiques. Le cytoplasme renferme alors un certain nombre d'irradiations spermatiques ; plusieurs spermatozoïdes viennent se fusionner avec le pronucléus femelle, et des figures multipolaires se développent au sein du vitellus (fig. 764).

Les noyaux spermatiques non fusionnés avec le pronucléus femelle peuvent se diviser individuellement et donner naissance à des figures mitotiques plus ou moins rudimentaires. D'après FOL, la polyspermie est compatible

(1) Insectes, HENKING; Batraciens, KUPPFER, BRAUS, FICK; Sélaciens, RÜCKERT Reptiles, TODARO et OPPEL, NICOLAS ; Poissons, KUPPFER.

avec le développement d'un embryon ; les figures multipolaires obtenues déterminent la formation simultanée de plusieurs blastomères ; la blastula est d'apparence normale ; mais, au stade gastrula, il peut se constituer non pas une, mais plusieurs invaginations ; c'est une polygastrula, c'est-à-dire un monstre dont le développement s'arrête à ce stade.

Le nombre des spermatozoïdes qui pénètrent dans l'œuf augmente proportionnellement avec la durée de l'action et la concentration de la solution anesthésiante (O. Hertwig). L'irritabilité du protoplasma ovulaire est considérablement diminuée dans ces conditions, et il est vraisemblable qu'un seul zoosperme ne suffit plus pour la mettre en jeu ; deux ou trois ou plus encore deviennent nécessaires pour la produire et pour déterminer l'édification d'une membrane périvitelline. Les conditions sont sans doute les mêmes quand une cause pathologique quelconque diminue la vitalité et l'irritabilité de l'œuf.

Article 2. — MATURATION DES GAMÈTES ET FÉCONDATION CHEZ LES MÉTAPHYTES

A. **Développement du pollen.** — On constate dans la formation des grains de pollen chez les Phanérogames angiospermes une grande analogie avec la maturation des gamètes chez les Métazoaires. L'anthère renferme des cellules d'origine sous-épidermique qui sont appelées *cellules-mères primordiales* de l'anthère et qui se multiplient un certain nombre de fois. Elles correspondent aux spermatogonies (fig. 765). Puis elles grossissent et acquièrent un volume double de celui qu'elles possédaient à leur naissance. Elles se transforment ainsi en *cellules-mères définitives*, qui sont les homologues des spermatocytes de premier ordre (fig. 766). Celles-ci se divisent deux fois de suite. Les quatre cellules petites-filles de chacune d'elles donnent les grains de pollen (*cellules progames* de Strasburger). Une troisième division se réalise à l'intérieur du grain de pollen ; elle conduit à la formation d'une *cellule végétative* et d'une *cellule génératrice*. Le boyau pollinique prend naissance aux dépens de la croissance de la cellule végétative ; la cellule génératrice pénètre à l'intérieur de ce boyau et s'y divise de nouveau (4e division) (fig. 767). Nous constatons donc ici quatre divisions successives. On en compte un plus grand nombre encore chez les Gymnospermes.

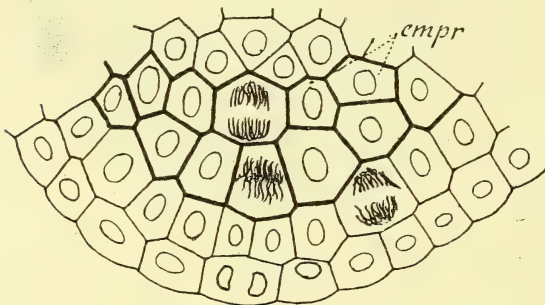


Fig. 765. — *Coupe transversale d'une proéminence de l'anthère de* Lilium martagon *où se différenciera un des quatre sacs polliniques futurs.*

cmpr, cellules-mères primordiales du pollen ; deux de ces cellules sont en division. × 250. D'après Guignard.

Les recherches récentes de Strasburger, Guignard, Belajeff, Sargant, Farmer, Dixon, Grégoire, etc., ont montré que les deux premières divisions seules sont comparables avec les divisions de maturation des Métazoaires. Ce parallélisme est étroit, surtout entre les Métazoaires et les Phanérogames, et les études sur la réduction chromatique l'ont bien mis en évidence. Mais la troisième et la quatrième paraissent être des phénomènes particuliers et n'offrent aucune analogie avec les processus connus chez les animaux.

B. **Développement de l'œuf.** — Chez la plupart des Phanérogames, la cellule-œuf prend naissance à la suite de divisions comparables aux divisions de

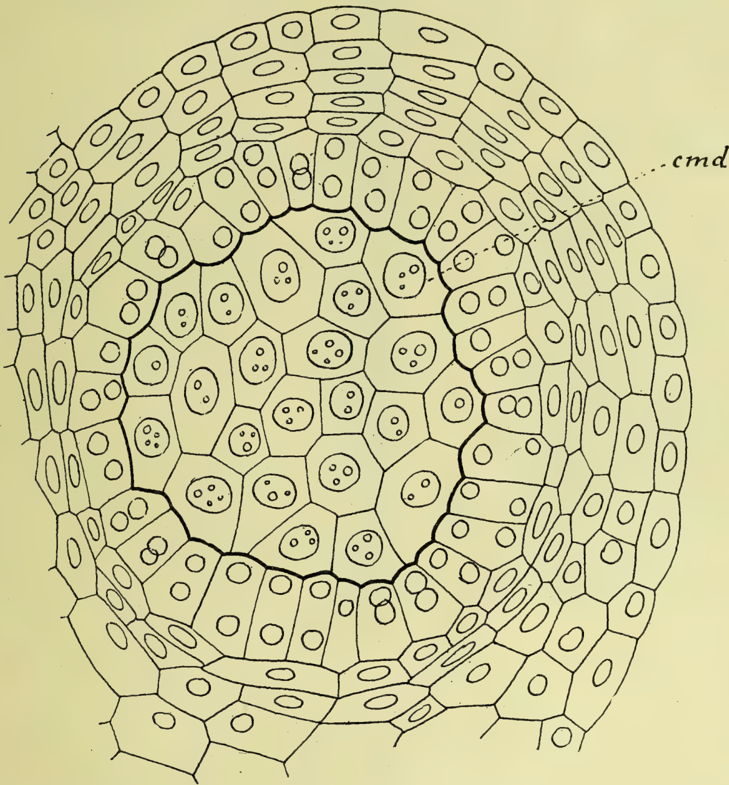


Fig. 766. — *Coupe transversale d'un sac pollinique de* Lilium martagon *dont toutes les cellules-mères primordiales ont donné les cellules-mères définitives* cmd. × 250. D'après Guignard.

maturation de l'ovocyte. Une cellule sous-épidermique du nucelle augmente rapidement de dimensions. Elle donne naissance à plusieurs cellules disposées suivant une rangée axiale. Les cellules supérieures dégénèrent ; ce sont des éléments abortifs. La cellule inférieure augmente considérablement de volume ; elle constitue la cellule-mère du sac embryonnaire et représente l'homologue de l'ovocyte de premier ordre (fig. 768). Le noyau de celle-ci se divise en deux noyaux-filles qui gagnent les extrémités opposées de la cellule. Chacun de ces noyaux se divise deux fois de suite pour donner naissance à quatre noyaux-filles. Dans chacun de ces groupes trois noyaux s'entourent de cytoplasme et d'une membrane. L'une des trois cellules du

groupe micropylaire constitue la *cellule-œuf* ou *oosphère* ; les deux autres constituent les *synergides*. Les trois cellules du groupe opposé s'appellent les *antipodes*. Les deux noyaux demeurés libres dans le cytoplasme s'unissent au milieu du sac embryonnaire et forment le *noyau végétatif* ou *noyau secondaire du sac embryonnaire* (fig. 769).

C. **Fécondation.**— La pollinisation se réalise quand les produits sexuels sont formés ; les grains de pollen arrivent sur le stigmate, leur enveloppe résistante se ramollit, et leur contenu protoplasmique se prolonge en un boyau qui s'enfonce de haut en bas dans le style ; un seul boyau pollinique atteint le sac embryonnaire. Il s'introduit dans ce dernier en passant entre les deux synergides et quelquefois en désorganisant l'une de ces dernières. Quand le boyau pollinique arrive au contact du sac embryonnaire, l'un des deux noyaux génératifs pénètre dans la cellule mère et vient se placer à côté du noyau femelle. Les deux noyaux sexuels, identiques aux pronucléus mâle et femelle des animaux, s'accolent l'un contre l'autre : à ce moment la fécondation est opérée et la première division ontogénétique va se produire. L'amphimixie chez les plantes comme chez les animaux rétablit le nombre normal des chromosomes, puisque ce nombre est réduit de moitié dans les cellules sexuelles mâles et femelles.

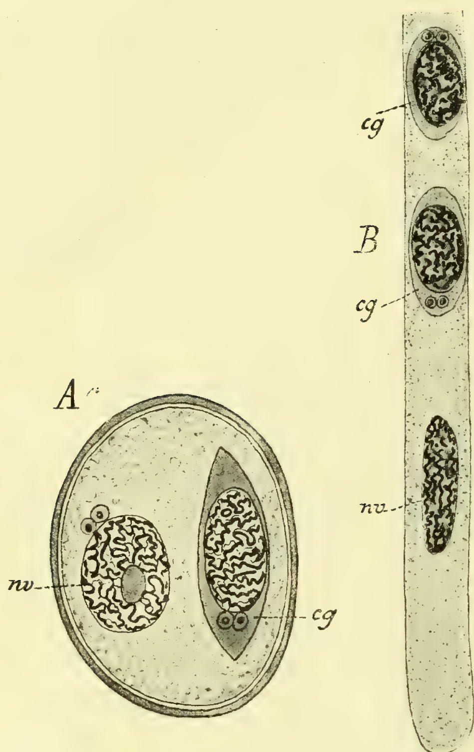


Fig. 767.

A, grain de pollen adulte de *Lilium martagon*. — *nv*, noyau végétatif. — *cg*, cellule génératrice. — B, partie terminale d'un tube pollinique avec le noyau végétatif (*nv*) en voie de résorption et les deux nouvelles cellules génératrices (*cg*). × 750. D'après Guignard.

Des recherches récentes (Guignard, Navastchine) chez un certain nombre de Phanérogames angiospermes ont montré que les deux noyaux génératifs du boyau pollinique pénètrent l'un après l'autre dans la cellule-mère du sac. L'un de ces noyaux féconde l'oosphère ; le second va s'accoler contre le noyau secondaire du sac embryonnaire ou contre l'un des noyaux polaires. On observe dans ce cas une *double copulation sexuelle*, selon l'expression de Guignard. La première donne naissance à l'embryon ; la seconde à l'endosperme ou albumen, sorte d'organisme transitoire qui sert à la nutrition de l'embryon. Guignard a observé ces faits intéressants chez *Fritillaria meleagris* ; il a obtenu les mêmes résultats chez d'autres

Liliacées, chez certaines Renonculacées et Crucifères. Navastchine a fait les mêmes observations chez des Renonculacées, des Composées et des Orchidées, et Mlle P. Thomas chez *Caltha palustris*.

Le développement de l'albumen, comme celui de la jeune plante, est donc précédé d'une fécondation. Deux plantes se développent côte à côte dans le sac embryonnaire ; l'une prend tous les caractères de celles qui lui ont donné naissance ; l'autre demeure toujours thalliforme. A une époque où les phénomènes de double fécondation n'étaient pas encore connus, G. Le Monnier avait déjà exprimé l'opinion que

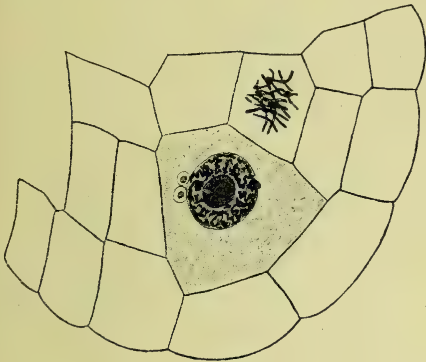


Fig. 768. — *Coupe passant par l'axe du nucelle chez* Lilium martagon.

Sous l'épiderme, une cellule s'est agrandie et différenciée en cellule-mère du sac embryonnaire. × 500. D'après Guignard.

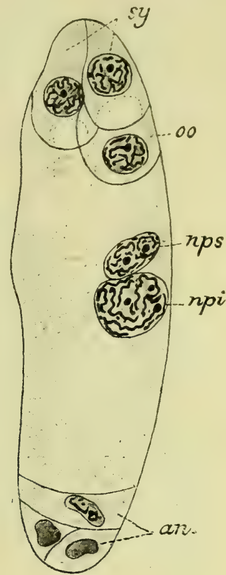


Fig. 769. — Sac embryonnaire avec au sommet les deux synergides (*sy*) et l'oosphère (*oo*); en bas, les trois cellules antipodes (*an*) ; au centre, les deux noyaux polaires accolés : *nps*, noyau polaire supérieur ; *npi*, noyau polaire inférieur. × 250. D'après Guignard.

l'albumen est une plante accessoire, indépendante de la plante-mère et associée à l'embryon pour en favoriser le développement. Les notions nouvelles introduites dans la science par Guignard justifient cette opinion. Mais il faut bien remarquer que ces deux fécondations n'ont pas la même signification. Guignard a montré en effet que les quatre noyaux supérieurs de la cellule-mère (oosphère, synergides, noyau polaire supérieur) présentent une réduction numérique des chromosomes. Les quatre noyaux inférieurs, au contraire, n'offrent aucune réduction ou du moins cette réduction ne se produit pas d'une façon complète. Dans ces conditions, l'oosphère une fois fécondée renfermera seule le nombre normal de chromosomes, tandis que le noyau secondaire sera constitué par un nombre de chromosomes très considérable ; il renfermera les chromosomes venus du noyau génératif, du noyau polaire supérieur, et un nombre non réduit venant du noyau polaire inférieur. Cette fécondation du noyau secondaire est une fécondation atypique ; c'est une pseudo-fécondation. L'une des copulations présente seule les caractères indispensables à l'amphimixie normale. C'est la *fécondation générative* de Strasburger. L'autre copulation

(*fécondation végétative*) paraît avoir pour résultat de déterminer les divisions nucléaires qui doivent donner naissance à l'albumen, organisme transitoire destiné à la nutrition de l'embryon.

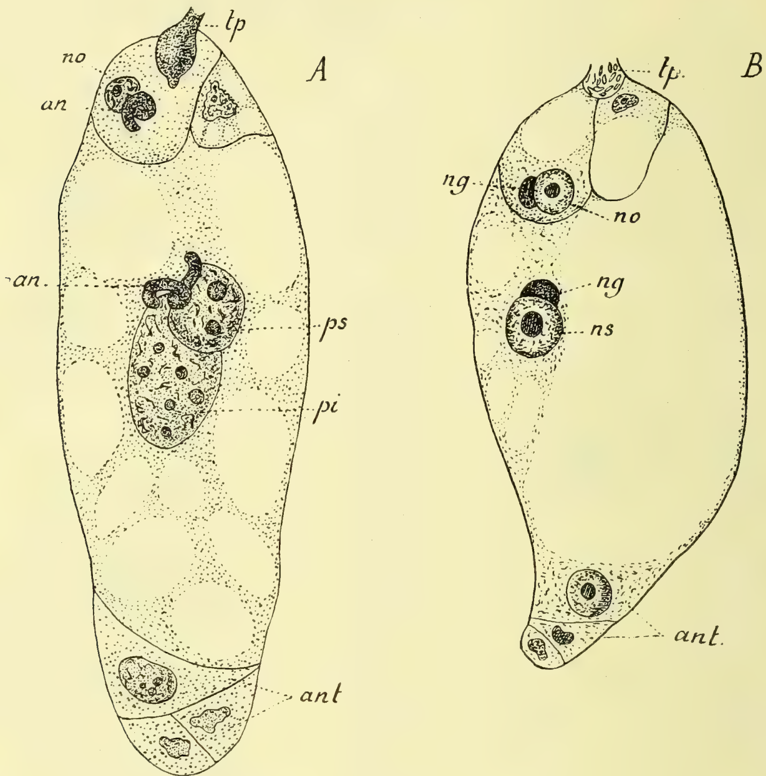


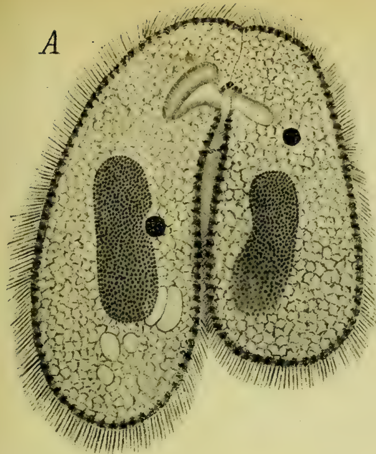
Fig. 770.

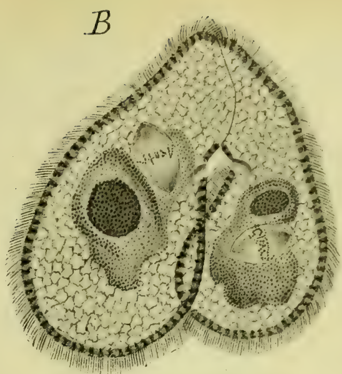
A, double copulation sexuelle chez *Lilium martagon*. — *tp*, tube pollinique. — *no*, noyau de l'oosphère. — *an*, anthérozoïdes. — *ps*, *pi*, noyaux polaires supérieur et inférieur. — *ant*, anticlines. — B, double copulation sexuelle chez le *Naias major*. — *tp*, tube pollinique. — *no*, noyau de l'oosphère. — *ns*, noyau secondaire. — *ng*, noyaux mâles.— *ant*, anticlines. D'après Guignard.

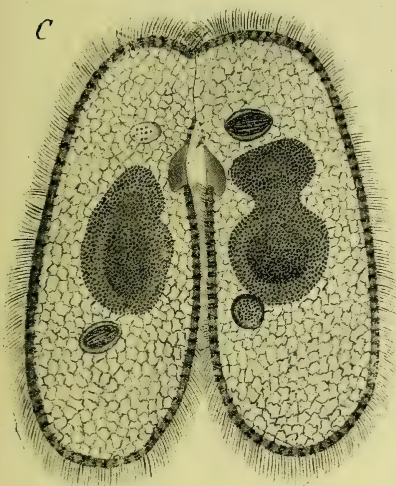
Article 3. — FÉCONDATION CHEZ LES UNICELLULAIRES

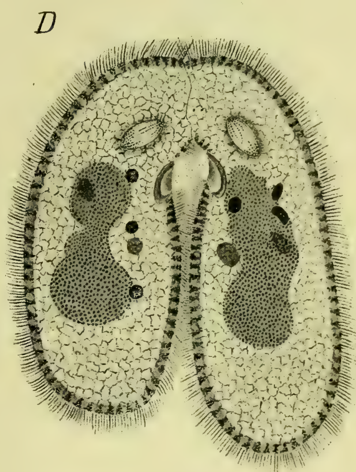
L'exemple le plus frappant de fécondation chez les Unicellulaires nous est fourni par les *Infusoires*, où l'on retrouve dans leur essence les phénomènes de maturation et de fécondation connus chez les Métazoaires et les Métaphytes; c'est là une preuve convaincante et suggestive de la valeur générale de ces processus; c'est en effet l'étude de ces formes peu élevées dans la phylogenèse qui nous renseignera le mieux sur l'origne et les conditions primordiales de la sexualité.

A. **Conjugaison des Infusoires.** — Les phénomènes de la reproduction











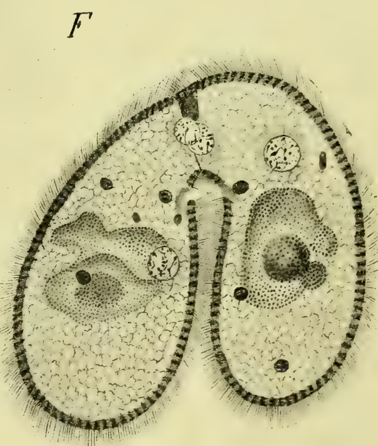


FIG. 771. — *Conjugaison chez* Colpidium colpoda ST.

A, copulation de deux individus, macronucléus et micronucléus. — B, première division du micronucléus ; plaque équatoriale. — C, deuxième division. — D, troisième division : division du noyau migrateur. — E, dans chaque individu, on aperçoit le noyau migrateur, le noyau stationnaire et trois noyaux de réduction. D'après HOYER. × 1.000 env.

sexuelle chez les Infusoires ont été découverts et étudiés par BALBIANI, BÜTSCHLI, MAUPAS, R. HERTWIG. Tous ces auteurs ont montré que, chez ces Êtres, le phénomène essentiel de la fécondation consiste dans l'échange, puis la *fusion des noyaux des individus qui se conjuguent*; l'union des corps protoplasmiques est seulement temporaire et sans doute accessoire. On a donné à ce cas particulier de la fécondation le nom de *conjugaison.*

On sait que les Infusoires se distinguent des autres formes Unicellulaires par la structure de leur appareil nucléaire; celui-ci s'est dissocié en deux noyaux d'aspect morphologique comme de valeur physiologique différents : un gros noyau riche en chromatine, le *macronucléus* ou *noyau principal*, et un noyau plus petit, à chromatine très condensée, le *micronucléus* ou *noyau sexuel* (fig. 771, A).

On sait aussi que les Infusoires se multiplient par scissiparité quand ils se trouvent dans des conditions physiologiques favorables; mais il semble résulter des expériences de MAUPAS et de R. HERTWIG que la multiplication des Infusoires par voie agame ne peut se poursuivre indéfiniment. A une période donnée de leur reproduction agame, ces individus doivent s'unir deux à deux et entrer en conjugaison; ils paraissent ainsi bénéficier d'une sorte de « réjuvénescence » et deviennent susceptibles d'un grand nombre de nouvelles divisions scissipares.

L'étude des phénomènes qui se passent dans les noyaux des Infusoires lors de la conjugaison est fort complexe, mais ils sont maintenant bien connus grâce aux travaux d'un grand nombre d'auteurs. Nous prendrons pour type de notre description un Infusoire cilié, le *Colpidium colpoda* ; HOYER en a récemment fait l'étude ; ses résultats vérifient et complètent les données classiques fournies par MAUPAS et R. HERTWIG sur d'autres espèces.

Au moment de la conjugaison, deux individus s'accolent par leurs extrémités frontales. Puis le micronucléus subit une première mitose au cours de laquelle se forment des chromosomes allongés qui se fissurent longitudinalement. Les noyaux-filles subissent une deuxième division avant de revenir à un stade de repos. De la sorte prennent naissance quatre micronucléus; le micronucléus le plus proche du plan de copulation augmente de volume. Les trois autres dégénèrent de plus en plus. Ils rappellent les globules polaires des Métazoaires et paraissent avoir une signification identique. Seul le premier noyau persiste, régénère tout l'appareil nucléaire de l'Infusoire et intervient dans la fécondation. Ce noyau entre bientôt en mitose — et donne naissance à deux noyaux-filles. Ceux-ci s'éloignent l'un de l'autre; l'un d'eux, le *pronucléus mâle* ou *noyau migrateur*, se place contre le septum médian ; l'autre, le *pronucléus femelle* ou *noyau stationnaire*, demeure au sein du corps cellulaire. Bientôt, les deux pronucléus mâles se rapprochent de la paroi septale, perforent cette paroi, et chacun d'eux s'insinue par l'ouverture ainsi créée dans l'animal voisin. Ils se fusionnent ensuite avec les noyaux stationnaires d'après les observations de MAUPAS et R. HERTWIG chez les Ciliés. H. HOYER n'a pas observé cette fusion chez *Colpidium.* Dans cette espèce, le noyau d'émigration s'allonge considérablement, émigre dans l'extrémité postérieure du corps de l'animal et entre en mitose. Deux noyaux-filles se constituent après l'édification d'un fuseau

cytodiérétique très allongé, puis se divisent à nouveau et fournissent quatre noyaux, dont les deux antérieurs augmentent de volume, tandis que

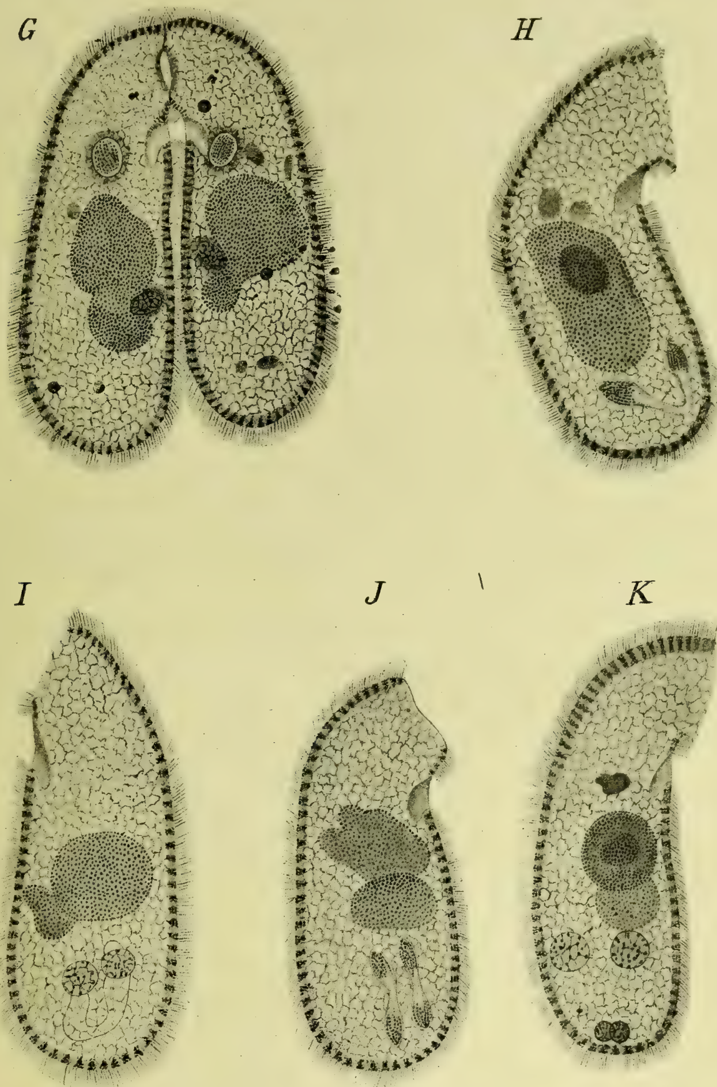


Fig. 772. — *Conjugaison chez* Colpidium colpoda St. (suite).
G, mitose des noyaux migrateurs. — H, I, reconstitution des noyaux-filles issus de cette mitose. — J, mitose des noyaux-filles. — K, les quatre noyaux formés par cette deuxième division (futurs macro et micronucléus). D'après Hoyer. × 1.000 env.

les deux postérieurs subissent un processus inverse et se colorent intensément (fig. 771).

En même temps, le noyau stationnaire devient de plus en plus volumineux et se transforme en un macronucléus qui ne se distingue plus des fragments du macronucléus typique : il prend en effet un aspect granuleux comme ces derniers et dégénère avec eux. D'ailleurs, le macronucléus se transforme peu pendant les multiples divisions du micronucléus. Quand

celles-ci sont terminées, il pousse des prolongements multiples, se segmente en nombreux fragments et disparaît au moment où prennent naissance les noyaux-filles issus du grand fuseau. Le nouveau macronucléus se forme, après la séparation des deux Infusoires, aux dépens de l'un des noyaux de la paire postérieure; l'autre noyau de cette paire dégénère peu à peu et disparaît.

A ce moment, chaque individu se divise par étranglement ; il en est de même du macronucléus; puis les deux noyaux de la paire antérieure issus du pronucléus mâle prennent place chacun dans un individu-fille qui ressemble à l'individu mère avant la conjugaison (fig. 772).

Des rapprochements de la dernière évidence peuvent être établis entre la maturation et la fécondation chez les Métazoaires et les phénomènes de la conjugaison chez les Infusoires. En premier lieu, les deux premières divisions du micronucléus sont évidemment réductrices et ont la signification des mitoses de maturation ; on constate ici un phénomène analogue à une élimination de globules polaires, puisqu'un seul des quatre noyaux produits par ces divisions se développe et que les trois autres dégénèrent. Il est vrai que les noyaux « polaires », dans le cas des Infusoires, ne sont pas expulsés hors de la cellule comme les globules polaires des Métozoaires ; mais les fuseaux de ces premières mitoses sont très allongés et paraissent tendre à rejeter les noyaux polaires aussi loin que possible dans le cytoplasma.

A partir de ce moment, certaines divergences s'accusent entre les deux processus (Hoyer). La division qui détermine la formation du noyau d'émigration et du noyau stationnaire ne présente rien d'homologue avec ce qui se passe chez les Métazoaires. De plus, chez *Colpidium*, le noyau d'émigration s'introduit seulement dans l'animal voisin sans s'unir avec le noyau stationnaire (Maupas, Hoyer). Il est de fait que chez d'autres Ciliés (*Paramæcium caudatum*, etc., R. Hertwig, Maupas), ces deux noyaux se conjuguent et méritent le premier le nom de pronucléus mâle, le second le nom de pronucléus femelle (fig. 773). Si, dans ce dernier cas, *l'homologie avec la fécondation chez les Métazoaires est frappante*, dans le cas du *Colpidium* le processus est très différent. *Pour le développement ultérieur de l'individu, il suffit de l'introduction d'un noyau étranger dans un cystoplasme étranger.* Nous trouvons donc ici une sorte de vérification des recherches expérimentales des Hertwig, de Boveri et de Y. Delage sur la fécondation mérogonique des œufs d'Echinodermes, comme nous le verrons ultérieurement.

B. **Autres formes de conjugaison chez les Unicellulaires.** — Parmi les Unicellulaires qui possèdent une reproduction sexuée et une reproduction asexuée, comme les *Coccidies* par exemple, les travaux récents de nombreux auteurs (Schaudinn, Léger, Laveran, Siedlecki, Duboscq, etc.) ont mis en évidence une reproduction sexuée très perfectionnée et comparable à la fécondation des Métazoaires. L'exemple de la *Klossia octopiana*, Coccidie de l'intestin de la Seiche, est des plus frappants à cet égard. Au stade adulte indifférencié, le parasite se trouve dans le tissu conjonctif sous-épithélial de l'intestin. Il représente une cellule ovale munie d'un noyau volumineux et d'un gros nucléole. Dans les cellules qui vont donner naissance aux gamètes mâles, la chromatine nucléaire se répand à la périphérie de la cel-

lule sous la forme d'amas de taille variable, qui se divisent un plus ou moins grand nombre de fois suivant leur grosseur. Ces amas font bientôt saillie à la surface de la cellule et entraînent à leur suite un peu de protoplasma. Puis, ils s'étendent de plus en plus et prennent la forme de filaments très mobiles, longs de 30 à 40 μ. Ce sont les *microgamètes* ou *chromatozoïtes* de SIMOND; ils tombent bientôt dans les espaces lymphatiques sous-épithéliaux. Ils sont effilés au niveau de leurs deux extrémités et renferment en leur centre une faible quantité de protoplasma. Les éléments qui doivent

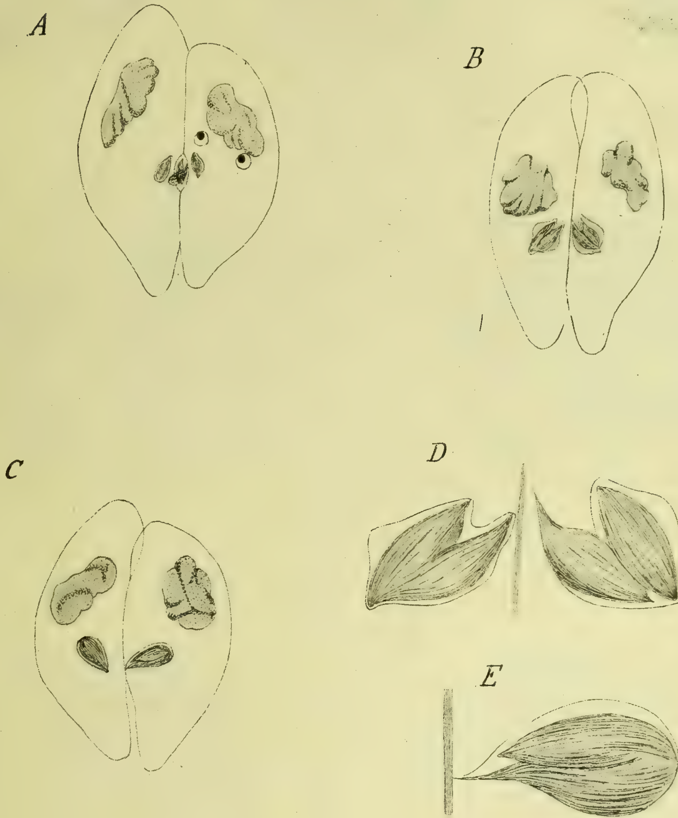


FIG. 773. — *Conjugaison du* Paramæcium caudatum.

A, B, C, différents stades montrant toutes les phases de l'échange des pronucléus mâles et de leur copulation avec les pronucléus femelles. × 210. — D, E, copulation des pronucléus à un plus fort grossissement. Cette copulation se fait pendant la mitose des pronucléus. × 900. D'après MAUPAS.

fournir les gamètes femelles augmentent de volume, et leur noyau se rapproche de la périphérie cellulaire. On les désigne sous le nom de *macrogamètes*; celles-ci présentent alors une ressemblance frappante avec l'œuf mûr des Métazoaires. Quand la macrogamète est mûre, elle est bientôt entourée par un grand nombre de microgamètes, mais une seule de ces dernières pénètre dans l'élément femelle et s'y résout en un réseau chromatique compact. A ce moment la cellule est fécondée ; elle s'entoure d'une membrane assez épaisse, et le noyau mixte, en se divisant plusieurs fois, va donner naissance à un certain nombre de spores (SIEDLECKI) (fig. 774).

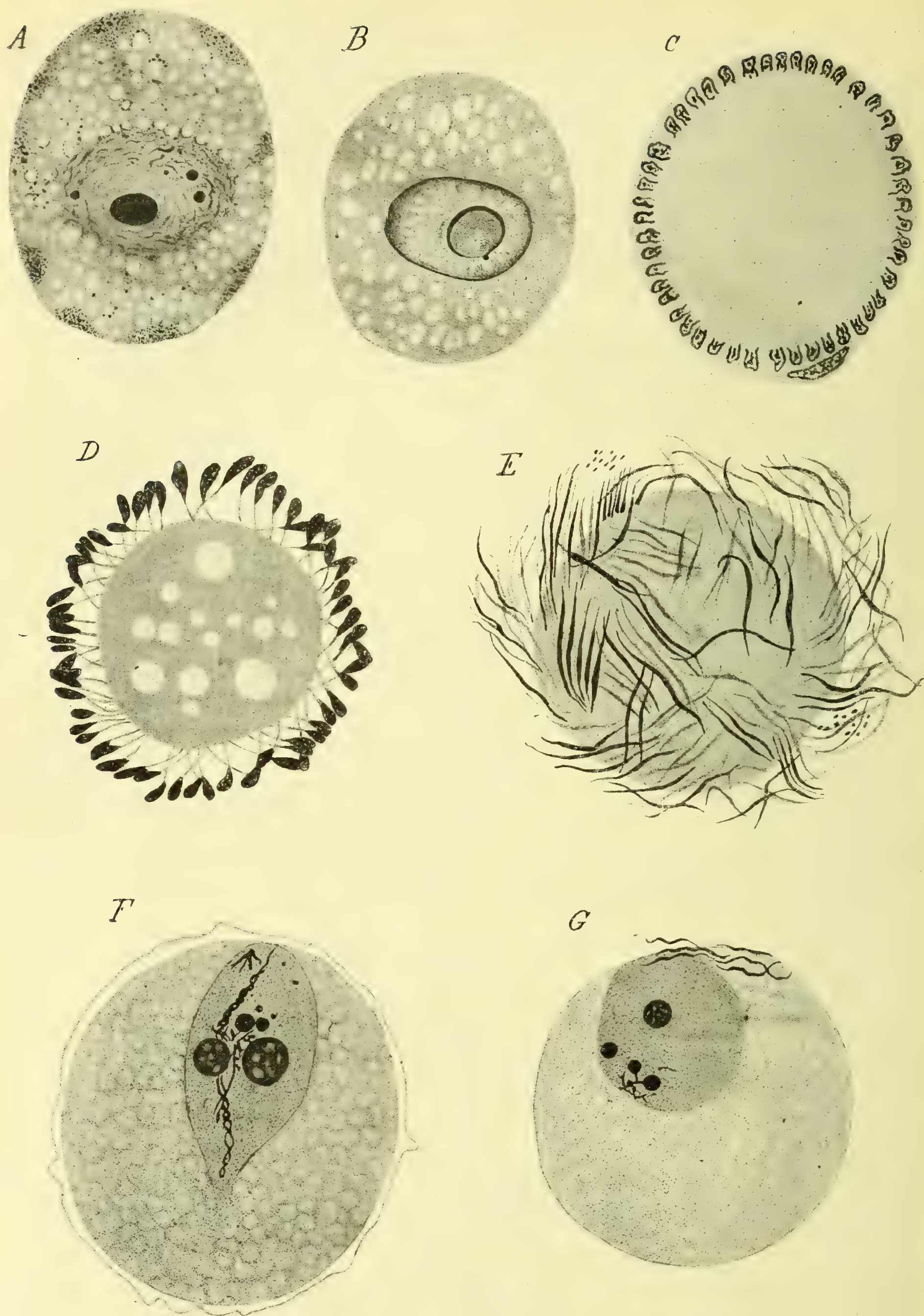


Fig. 774. — *Fécondation chez* Klossia octopiana.

A, désintégration du noyau; la chromatine nucléaire se rend à la périphérie de la Coccidie. — B, stade adulte indifférencié. — C, coupe optique d'une Coccidie montrant les noyaux *en sac* destinés à former les microgamètes. Dans la partie inférieure on voit le noyau aplati de la cellule hôte. — D, E, formation des microgamètes mûres à la surface de la sphère de reliquat. — F, G, deux stades de la fécondation de la microgamète mûre. En G, le noyau est venu en contact de la surface de la cellule; en ce point on aperçoit plusieurs microgamètes. En F, la fécondation est opérée. On remarque une membrane kystique autour de la Coccidie. D'après Siedlecki.

On a observé l'expulsion d'un globule polaire et l'existence de l'amphimixie chez d'autres Protozoaires, comme les Héliozoaires par exemple. Chez *Actinophrys sol*, les noyaux des deux individus conjugués se rapprochent de la périphérie de l'élément, puis entrent en caryodiérèse ; à la suite d'un processus de division inégale, il se forme à côté de l'élément principal une petite cellule arrondie que l'on peut considérer comme un globule polaire. Le noyau interne retourne vers le centre de l'élément et s'unit avec celui de la cellule associée après disparition de la membrane cellulaire. Le cyste uninucléé se divise donc en deux cystes-filles qui se transforment en cystes au repos (Schaudinn, R. Hertwig).

Chez d'autres Protozoaires, les Grégarines par exemple, on assiste également à une fécondation amphimixique, mais les processus qui la précèdent ne semblent pas susceptibles d'être homologués avec les phénomènes de maturation étudiés chez les Métazoaires. Ils sont d'ailleurs insuffisamment connus, malgré les nombreuses recherches réalisées à ce sujet.

D'après les observations de Wolters, les noyaux des Grégarines, avant de se conjuguer, expulsent un globule polaire ; aussi, cet auteur a-t-il comparé ce phénomène avec ceux qui se passent chez les Métazoaires. Les études précises de Siedlecki sur *Monocystis ascidiæ*, et de Cuénot sur les Grégarines du Lombric, du Grillon domestique et de la Blatte, ont infirmé cette manière de voir. D'après Cuénot, les Monocystis de Lombric, parvenus au terme de leur vie libre, s'accolent deux à deux, puis se raccourcissent et s'entourent d'une paroi kystique. Le noyau de chaque individu, à la suite de plusieurs mitoses successives, donne naissance à un certain nombre de noyaux-filles qui se portent à la périphérie de l'élément. Ceux-ci s'entourent d'une faible quantité de cytoplasme et forment des éléments indépendants, les *sporoblastes*, qui se conjuguent deux à deux et constituent des éléments mixtes ou *zygotes*. Celles-ci sécrètent autour d'elles des membranes épaisses, puis se transforment en sporocystes dans lesquels se différencient huit sporozoïtes (fig. 775).

Suivant la remarque de Siedlecki et Cuénot, il est difficile de déterminer si les deux sporoblastes qui se fusionnent proviennent chacun d'une Grégarine différente et s'il y a amphimixie ; mais le fait est vraisemblable, comme le fait présumer la conjugaison préalable des deux Grégarines. Nous ne trouvons ici rien d'analogue à l'expulsion des globules polaires ; mais peut-être se réalise-t-il dans les divisions successives et rapides du noyau des Monocystes une véritable réduction chromatique.

Le coup d'œil d'ensemble et forcément trop restreint que nous avons jeté sur les principales manières d'être de la fécondation nous a permis de suivre les principales étapes parcourues par l'amphimixie dans la série des Êtres vivants. Chez beaucoup d'Unicellulaires celle-ci consiste dans l'union de cellules sexuelles morphologiquement équivalentes qui se fusionnent protoplasme à protoplasme et noyau à noyau. Chez les Métazoaires plus élevés dans la série, cette homologie morphologique disparaît peu à peu et chez les Métazoaires supérieurs, le dimorphisme sexuel est complet : les cellules qui se conjuguent sont profondément différentes de formes ; la cellule sexuelle issue de l'organisme femelle, ou *œuf*,

et la cellule issue de l'organisme mâle ou *spermatozoïde* paraissent a priori si dissemblables qu'il semble qu'on ait le droit de leur soupçonner une valeur

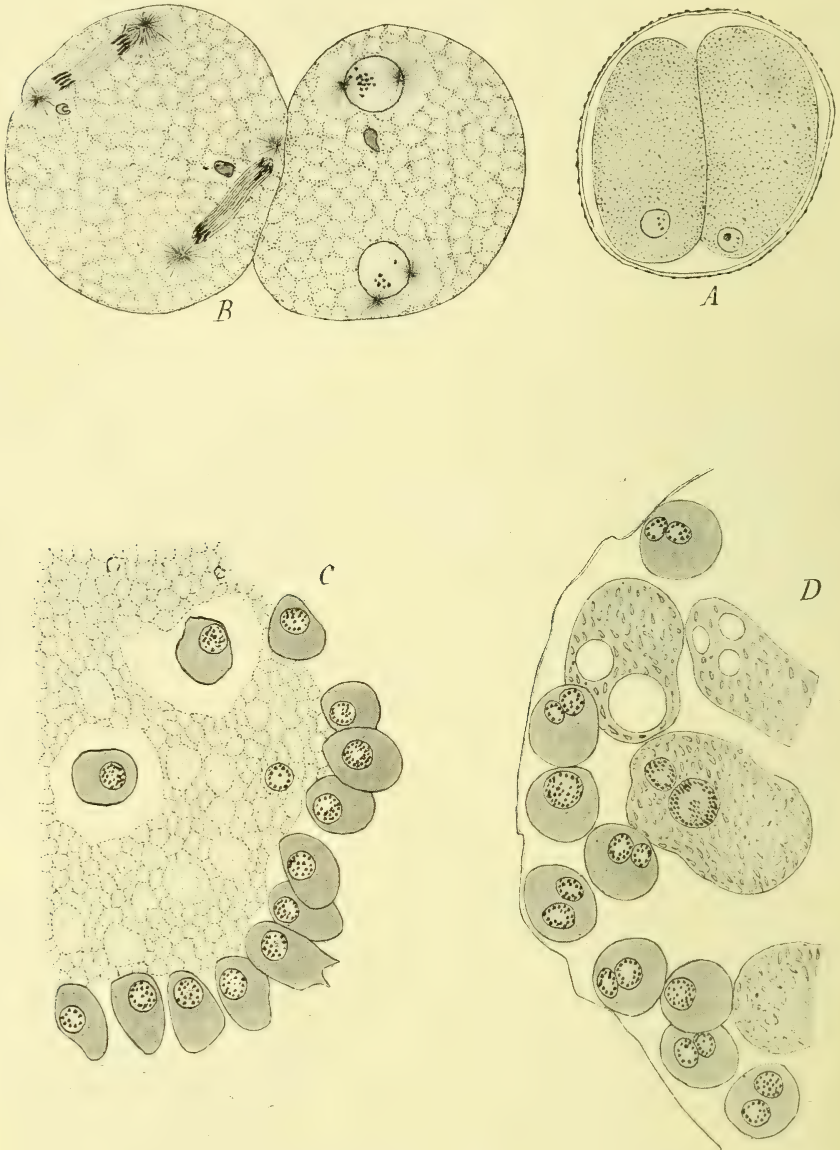


Fig. 775. — *Conjugaison chez* Monocystis magna A. Schmidt.

A, association de deux Monocystis ; ceux-ci ont pris une forme hémisphérique et ont sécrété une enveloppe kystique commune. × 370. — B, premiers stades de la sporulation ; à gauche, caryodiérèse des noyaux ; à droite, prophase de la division. × 760. — C, sporoblastes complètement développés à la périphérie d'un Monocystis. — D, conjugaison des sporoblastes : chacun d'eux contient deux noyaux. × 1.180. D'après Cuénot.

différente dans la fécondation. Il est de fait que l'œuf mûr se caractérise par la masse considérable de son cytoplasme, par l'accumulation d'un matériel vitellin abondant, par l'absence de corpuscule central ou ovocentre. Le zoosperme, au contraire, se différencie par l'exiguïté de sa taille, sa mobilité

extrême, la condensation de sa chromatine, l'absence presque totale de cytoplasme et la présence d'un corpuscule central ou spermocentre, situé en général en arrière de son extrémité céphalique. Mais l'œuf mûr et le zoosperme possèdent chacun une quantité de chromatine rigoureusement égale, déterminée par le mécanisme précis de la maturation et réduite à la

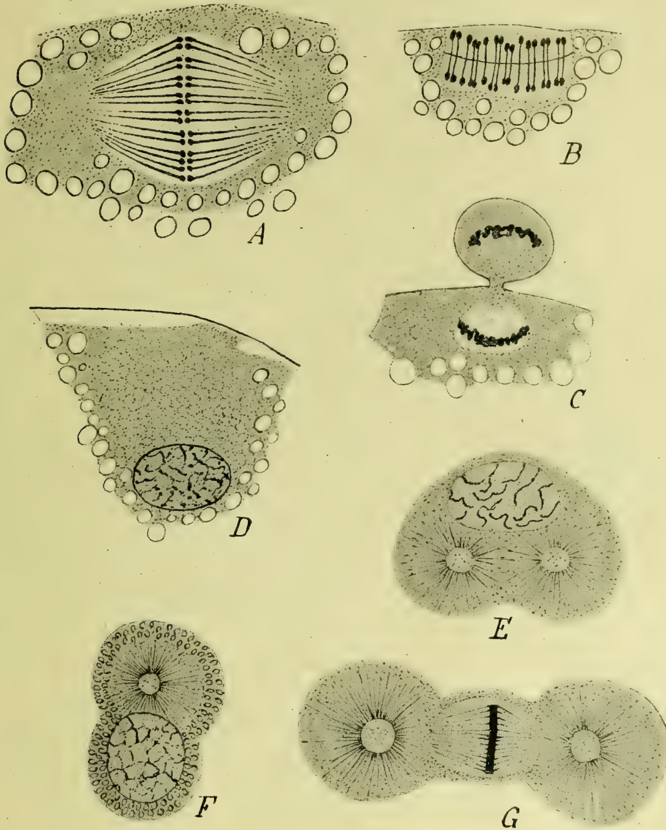


Fig. 776. — *Premier type de maturation chez* Artemia salina.

A, premier fuseau de maturation. La plaque équatoriale renferme 84 tétrades. — B, C, formation du premier globule polaire ; 84 dyades restent dans l'œuf. — D, noyau ovulaire reconstitué. — E, F, G, division de l'aster et formation de la première mitose de segmentation. La plaque équatoriale est formée de 84 chromosomes bivalents. D'après Brauer, fig. empruntée à Wilson.

moitié de ce que renferme une cellule somatique de l'espèce considérée. Les noyaux sexuels seuls sont donc équivalents, et c'est l'examen de leur manière d'être qui peut nous fournir la solution du problème de la génération. L'union de la chromatine du noyau spermatique et de la chromatine du noyau ovulaire est un fait presque absolument constant et général dans la fécondation ; on le constate dans toute la série phylogénétique, et il représente par conséquent une loi biogénétique fondamentale. On est donc en droit de conclure que la chromatine représente « la substance propre de la fécondation » (O. Hertwig). On peut ajouter qu'elle représente la base physique des propriétés héréditaires qui ne peuvent être accordées ni au cyto-

plasme, propriété presque exclusive de l'élément femelle, ni au corpuscule central, propriété exclusive de l'élément mâle.

Ces faits nous autorisent donc à admettre que *les qualités héritées également par le produit de l'œuf fécondé sont supportées en quantité égale par les noyaux des cellules sexuelles mûres.*

Article 4. — REPRODUCTION ASEXUÉE OU PARTHÉNOGENÈSE

Des œufs non fécondés peuvent évoluer normalement et donner naissance à de nouveaux organismes chez beaucoup d'animaux inférieurs et quelques plantes. On a donné le nom de *parthénogenèse* à ce processus. *Accidentelle* chez certains animaux (Vers à soie, Étoile de mer), elle est *facultative* chez d'autres, comme les Abeilles, par exemple ; chez d'autres, enfin (Daphnies et Crustacés voisins), la multiplication des individus, pendant tout l'été, se fait exclusivement par voie parthénogénétique. C'est seulement si les conditions biologiques deviennent moins favorables (froid, défaut de nourriture, etc.) que des individus mâles se développent aux dépens des œufs pondus par les femelles vierges et fécondent ces dernières.

Il est toutefois des espèces (certains Rotifères et Ostracodes) dans lesquelles la parthénogenèse existe comme mode de reproduction *exclusif*. La connaissance des phénomènes qui se passent dans l'œuf parthénogénétique, avant et pendant la segmentation, est pour nous d'un haut intérêt, puisqu'elle va nous montrer la raison pour laquelle l'amphimixie n'est pas une loi biogénétique absolue et de quelle manière se comporte, dans ces cas remarquables et exceptionnels, la substance héréditaire femelle.

Les premières recherches de Weismann et de Blochmann ont montré que les œufs à développement parthénogénétique produisent un globule polaire unique. D'autre part, les observations ultérieures de Platner chez le *Liparis dispar* ont mis en évidence, dans les œufs à développement parthénogénétique accidentel, la formation de deux globules polaires. La contradiction entre ces résultats successifs est interprétée par Lameere de la manière suivante : de ses études sur les Pucerons vivipares, il conclut que « dans les cas de multiplication réitérée au moyen d'un œuf ne recevant point de spermatozoïdes, il n'y a formation que d'un seul globule polaire ». Au contraire, « dans le cas de parthénogenèse facultative et accidentelle, il y a formation de deux globules polaires ».

A cette tentative d'explication viennent s'ajouter les conclusions de Brauer sur l'*Artemia salina* qui tendent à faire disparaître la contradiction des recherches ci-dessus mentionnées. D'après cet auteur, le même animal peut présenter deux types de parthénogenèse. Dans l'œuf de l'*Artemia*, lors de la première mitose de maturation, on constate la formation de *tétrades typiques* aux dépens de la vésicule germinative. Ces tétrades sont au nombre de 84. Dans la parthénogenèse du premier type, il se forme seulement *un* globule polaire, au moyen duquel sont expulsés 84 dyades ; le premier noyau de segmentation se constitue aux dépens des 84 dyades qui restent dans l'ovocyte ; dans les clivages ultérieurs, on constate l'existence

de 84 chromosomes. Ce cas est le plus fréquent (fig. 776). Dans le deuxième type, il se forme deux globules polaires; le premier globule est constitué aux dépens de 84 dyades; pendant la formation du deuxième, les 84 dyades constituent deux groupes-filles formés chacun par 84 chromosomes qui restent dans l'œuf et reconstituent deux noyaux. Ceux-ci se rapprochent ensuite progressivement, s'accolent l'un contre l'autre, puis se fusionnent et les

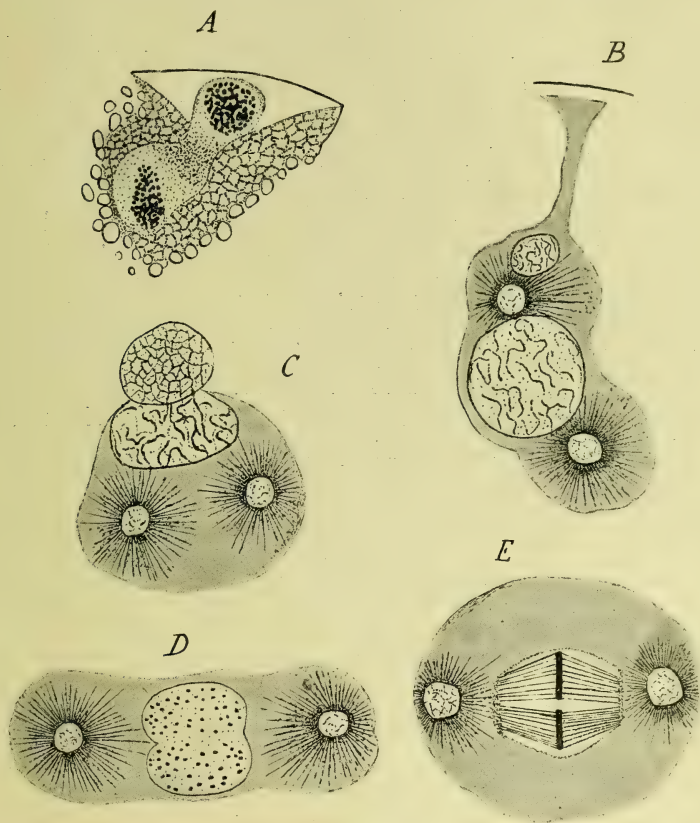


Fig. 777. — *Deuxième type de maturation chez* Artemia salina.

A, formation du 2e globule polaire. — B, retour du 2e globule polaire dans l'œuf. — C, union du noyau ovulaire avec le noyau du 2e globule polaire. — D, E, 1re mitose de segmentation. — En E, la plaque équatoriale renferme 168 chromosomes en deux groupes de 84. D'après Brauer, fig. empruntée à Wilson.

168 chromosomes édifiés à leurs dépens se disposent à l'équateur du premier fuseau de segmentation (fig. 777).

Ces deux noyaux sont donc comparables aux deux pronucléus de la fécondation, *et le 2e globule polaire paraît jouer ici le rôle du pronucléus mâle.* Le nombre somatique des chromosomes sera donc de 84 dans le premier type de parthénogenèse, et de 168 dans le second. Ce brillant résultat a été critiqué récemment par Petrumkewitsch. Cet auteur pense que le deuxième mode décrit par Brauer n'est pas normal et constitue un processus pathologique. Il n'a jamais rencontré qu'un seul globule polaire dans les œufs durables d'*Artemia salina*. Aussi admet-il l'opinion de Weismann, à

savoir que les œufs parthénogénétiques n'expulsent qu'un seul globule polaire.

D'après Weismann, le développement des œufs pathénogénétiques s'explique facilement si l'on admet la constitution hypothétique qu'il confère à l'idioplasma des cellules sexuelles. L'œuf parthénogénétique expulse son plasma ovogène, mais conserve tout son plasma ancestral; il a besoin de tout son plasma ancestral puisque celui-ci ne peut être doublé par la fécondation. L'hypothèse de Weismann s'allie fort bien avec les faits d'expulsion d'un seul globule polaire dans les œufs parthénogénétiques; mais cette interprétation devient impossible si ces derniers expulsent deux globules polaires. Dans tous les cas, la parthénogenèse montre que l'œuf possède à lui seul toutes les propriétés nécessaires pour le développement ontogénétique complet ; les expériences sur la parthénogenèse expérimentale confirment cette manière de voir; elles nous prouvent que la condition nécessaire et suffisante de l'embryogenèse consiste dans une excitation de l'œuf qui le détermine à la division cytodiérétique. Il est vraisemblable que dans la parthénogenèse normale la ou les deux divisions de maturation remplissent ce but. Mais le nouvel organisme ne peut bénéficier des avantages de l'amphimixie et des variations avantageuses qu'elle est susceptible de lui conférer. Aussi, doit-on admettre comme un postulat logique la fixité ou la très faible variation des espèces parthénogénétiques.

CHAPITRE VIII

Physiologie de la fécondation.

La copulation des cellules sexuelles et l'union de leurs substances nucléaires précèdent immédiatement, dans la grande majorité des cas, les nombreuses cytodiérèses qui déterminent le développement ontogénétique. Mais ces deux phénomènes concomitants, copulation des gamètes et *amphimixie* d'une part, *excitation au développement ontogénétique* d'autre part, sont-ils indépendants l'un de l'autre ou reliés par une loi de causalité nécessaire? S'ils sont indépendants, dans quelles conditions biologiques se produisent-ils? Quelle est la force qui attire l'une vers l'autre les gamètes de sexes différents et détermine leur union ? Autrement dit, qu'est-ce que l'affinité sexuelle et quelles sont les limites de son action ? Toutes ces questions du plus grand intérêt demeurent en grande partie mystérieuses malgré les nombreuses expériences qui ont été faites en vue d'en obtenir la solution.

Article premier. — EMBRYOGENÈSE ET AMPHIMIXIE

On sait actuellement que le mélange des chromatines supportées par les gamètes (*amphimixie*) et le stimulus au développement ontogénétique (*embryogenèse*) sont deux phénomènes indépendants qu'il faut considérer isolément.

L'amphimixie soulève la question de la combinaison des qualités léguées par les générateurs ; c'est la question capitale du problème de l'hérédité ; pour la résoudre, nous avons l'histoire morphologique des produits sexuels dans l'ontogenèse, la maturation et la fécondation. Ce sujet a été traité dans les chapitres précédents. L'embryogenèse comporte l'étude des conditions qui déterminent l'œuf dans la voie des multiples segmentations ontogénétiques. Le premier processus est purement morphologique; le deuxième est purement physiologique.

A. **Embryogenèse.** — Par l'étude que nous avons faite de la parthénogenèse normale, nous savons déjà que l'amphimixie n'est pas nécessaire pour déterminer l'embryogenèse. Mais la preuve définitive de l'indépendance qui

existe entre ces deux processus nous est fournie par les expériences récentes sur la *mérogonie* d'une part et sur la *parthénogenèse expérimentale* d'autre part.

Le point de départ des études actuelles sur la mérogonie doit être recherché dans les expériences faites sur les œufs mûrs des Oursins par O. et R. Hertwig. En agitant des œufs d'Oursin dans des verres à réactif avec un peu d'eau de mer, ils ont réussi à les fragmenter en morceaux dont un certain nombre ne *renfermaient pas de noyaux*. Et cependant ceux-ci se laissent féconder comme les morceaux nucléés et présentent des processus de segmentation évidents.

Les recherches récentes de Boveri et Delage ont complété les résultats acquis par les frères Hertwig. Ces auteurs ont montré que des fragments anucléés d'œufs mûrs, non seulement sont susceptibles de fécondation, mais se *segmentent* activement *et donnent naissance à des larves naines, identiques aux larves normales*. Et, cependant, les processus morphologiques de la fécondation ne se sont pas réalisés comme dans les conditions normales, puisque le protoplasme ovulaire ne renferme aucune parcelle de chromatine femelle, mais seulement la chromatine de la gamète mâle.

Ces intéressantes expériences nous enseignent donc que l'amphimixie est indépendante de l'embryogenèse ; elles semblent prouver que celle ci est déterminée par le spermatozoïde et que le noyau spermatique possède toutes les qualités nécessaires pour fonctionner comme premier noyau de segmentation. Aussi, Delage a-t-il conclu que le fait essentiel de la fécondation consiste dans « la substitution dans le cytoplasme ovulaire d'un noyau mâle suffisamment excitable au noyau femelle inerte ». L'œuf vierge, tout en contenant ce qui est morphologiquement nécessaire au développement, demeure au repos parce que son noyau est trop peu excitable pour entrer en cinèse ; le spermatozoïde, au contraire, tout en possédant un noyau suffisamment excitable, manque de cytoplasme et des réserves nutritives qui lui sont nécessaires pour mettre en jeu son excitabilité. La fécondation a pour but de réunir le cytoplasme abondant de l'œuf au noyau spermatique susceptible de développement.

Cette conclusion semble dépasser les limites des expériences de l'auteur ; aussi a-t-elle été critiquée par certains biologistes, entre autres par Boveri et Giard. A la suite d'expériences concluantes, Boveri a montré que, dans certaines conditions anormales de la fécondation, le noyau spermatique demeure inerte dans le cytoplasme femelle, tandis que le spermocentre émigre seul vers le noyau ovulaire. Ce spermocentre se divise rapidement et détermine la segmentation de l'œuf dont les cellules filles contiennent exclusivement la chromatine de la gamète femelle. L'embryogenèse est donc causée par *l'union du spermocentre avec le cytoplasme de l'œuf en présence de n'importe lequel des deux noyaux sexuels*. Pour que la segmentation de l'œuf se produise, il faut évidemment le concours de la substance nucléaire, mais *il est sans importance que cette substance soit d'origine paternelle ou maternelle ou des deux à la fois*. La cause qui met en jeu l'activité mitotique de l'œuf, ce n'est pas la présence d'un noyau spermatique très excitable ; c'est l'introduction dans le cytoplasme ovulaire du cytocentre dont il est dépourvu ; c'est la pénétration d'un nouvel appareil de

division également puissant, au point de vue cytomécanique, vis-à-vis du noyau mâle ou du noyau femelle ou des deux à la fois. Aussi, d'après Boveri, l'union du pronucléus mâle et du pronucléus femelle n'a rien à voir avec l'excitation au développement. Celle-ci nécessite seulement la participation du centrosome mâle et du protoplasma femelle. Le spermatozoïde possède toutes les qualités nécessaires au développement, noyau et centrosome, mais il lui manque le protoplasma; l'œuf possède noyau et protoplasma, mais il lui manque le centrosome, ou bien celui qu'il possède est trop faible pour déterminer la segmentation. Les gamètes se complètent réciproquement par leur union et donnent naissance à la première cellule ontogénétique.

Le problème de l'embryogenèse nous apparaît donc de plus en plus comme un cas particulier de la mécanique cytodiérétique. Dans toutes les cellules munies de corpuscules centraux, c'est vraisemblablement sous l'excitation de ceux-ci qu'elles entrent en mitose. C'est de cette manière que la plupart des auteurs envisagent l'action des corpucules centraux. Si leur action est d'une nature irritative particulière, il est possible d'admettre qu'elle puisse être suppléée et remplacée par une irritation d'une autre nature, réalisable expérimentalement, et dont les effets seront les mêmes.

Certains auteurs ont réussi à réaliser ce stimulus cinétogène sur des œufs vierges et mûrs dont ils ont déterminé la segmentation par voie pathénogénétique expérimentale, en faisant agir sur eux des agents irritants physiques et chimiques.

Les plus célèbres expériences réalisées sur ce sujet sont celles de J. Lœb. D'après lui, les sels des métaux (comme potassium, sodium, manganèse surtout), qui s'opposent à la coagulation du cytoplasme, sont excitants de l'activité cytodiérétique. En plaçant pendant deux heures dans une solution titrée de chlorure de magnésium des œufs d'Oursins mûrs et non fécondés, et en les reportant ensuite dans l'eau de mer naturelle, il a réussi à déterminer la segmentation de ces œufs et à obtenir des blastulas et des larves pluteus normales. D'autres auteurs ont obtenu des résultats analogues en soumettant les œufs à des excitations variées : brossage énergique, rapide immersion dans l'acide chlorhydrique (Tichomirow, sur les œufs de Bombyx), action de l'eau de mer saturée (Morgan), du sérum antidiphtérique (Koulagine), de la strychnine, des solutions faibles ou fortes de chlorure de sodium ou de manganèse (Morgan), de l'acide carbonique en solution saturée (Delage). Winkler a également provoqué la segmentation d'œufs vierges et mûrs de *Sphærechinus granularis* et *Arbacia pustulosa* en les traitant par l'extrait de sperme du même animal ; il admet qu'il existe dans le sperme un ferment actif, dont R. Dubois a signalé l'existence chez l'*Echinus esculentus*, susceptible d'irriter les œufs et de déterminer la segmentation (1).

Les interprétations des auteurs sur l'essence de ces processus et sur la lumière qu'ils jettent sur le problème de la fécondation sont aussi très variables. D'après Bataillon, l'excitation provoquée par les agents sus-men-

(1) Beaucoup d'auteurs (Rawitz, Giard, Henneguy, Rondeau-Luzeau, etc.) ont récemment confirmé les résultats précédents.

tionnés est due à une deshydratation relative, et la seule pression osmotique joue un rôle dans son déterminisme. Aussi Delage se croit-il autorisé à conclure que l'embryogenèse peut être produite par une excitation quelconque agissant sur l'œuf mûr ou en maturation. « L'œuf vierge, dit-il, est dans un état d'équilibre instable. Sans aide et dans les conditions normales, il est incapable de se développer ; mais il lui manque peu de chose pour qu'il puisse entrer en évolution, et ce quelque chose n'a rien de spécifique. Les excitants les plus variés peuvent le lui fournir ; il suffit pour qu'il se développe de rendre plus excitant le milieu où il vit. Il répond aux excitations les plus variées en faisant ce qu'il sait faire, se segmenter, comme la rétine répond aux excitations qu'elle reçoit, mécaniques, physiques et chimiques, en donnant ce qu'elle sait donner, la sensation lumineuse. On peut aussi le rendre lui-même plus excitable en substituant à son noyau et à son appareil ovocentrique inerte un appareil nucléaire et spermocentrique plus excitable. »

C'est un stimulus du même genre que le spermatozoïde produirait dans la fécondation normale. Malheureusement, ces expériences sont passibles d'objections sérieuses et peut-être y a-t-il lieu de se demander, avec Viguier, si plusieurs observateurs n'ont pas eu affaire à des œufs naturellement parthénogénétiques. Ce serait le cas pour les Oursins *Arbacia*, *Strogylocentrotus* et *Sphærechinus* qui ont servi de base aux études de J. Lœb.

B. **Amphimixie.** — L'importance de l'amphimixie est envisagée d'une manière fort différente suivant l'opinion des auteurs sur la chromatine considérée comme substratum des propriétés héréditaires. D'après Y. Delage, le noyau spermatique joue le rôle essentiel dans la fécondation ; le noyau femelle n'est nullement nécessaire ; il est seulement avantageux, comme le montrent les expériences de mérogonie : « La participation du noyau femelle peut procurer au produit des avantages importants au point de vue de la multiplicité, de la combinaison, de la compensation des tendances évolutives, au point de vue de l'aptitude à une variation modérée, et de la modération des tendances à une variation exagérée ; au point de vue, en un mot, des relations de l'individu avec ses semblables et avec le milieu ; mais elle n'est pas nécessaire ni même sans doute utile à l'évolution de l'embryon et à la formation de ses organes... »

On voit que Delage attribue une grande importance à la substance nucléaire, mais il ne considère pas cette substance comme l'unique support des qualités héréditaires ; il ne peut admettre que la participation du noyau femelle dans l'amphimixie constitue le fait essentiel qui explique à lui seul les particularités femelles héritées par le produit. Et cependant, l'étude de la préparation des produits sexuels et de la fécondation nous a révélé cette conclusion fondamentale : les noyaux des gamètes ont dans les deux sexes la même valeur chromatique, au contraire du protoplasme qui varie dans des proportions très considérables. Etant donné que les produits héritent des caractères mâles et femelles, il est naturel d'admettre que la substance nucléaire joue non seulement un rôle important, mais le rôle essentiel dans la transmission des propriétés héréditaires. Cette opinion est partagée par le plus grand nombre des biologistes. Les expériences instituées par Boveri pour obtenir la vérification de ce fait sont des plus convaincantes. Il a réalisé le croisement mérogonique d'espèces différentes d'Our-

sins et a cherché si le produit possédait les caractères mâles. En fécondant des fragments anucléés d'œufs mûrs de *Sphærechinus* par des spermatozoïdes d'*Echinus*, *il a obtenu des larves naines du type Echinus, sur lesquelles, par conséquent, les caractères paternels étaient seuls indiqués.* Mais la conclusion de ces recherches ne peut être considérée comme acquise sans conteste à la science : les expériences de Sœliger et Morgan, basées sur le même principe, ne leur ont pas donné des résultats concordants; mais il n'en reste pas moins vrai que l'étude de la fécondation amphimixique dans toute la série animale paraît favorable à la manière de voir qui considère la chromatine comme le détenteur des qualités héréditaires.

Article 2. — AFFINITÉ SEXUELLE

Les croisements mérogoniques opérés par Boveri et d'autres auteurs sont le plus souvent difficilement réalisables. Il faut qu'il existe entre les gamètes que l'on cherche à croiser une parenté systématique aussi proche que possible pour qu'ils aient chance de réussir. Les cellules sexuelles mâles et femelles exercent alors les unes sur les autres une attraction analogue à celle qui se produit entre les cellules sexuelles de même espèce; on la désigne sous le nom d'*affinité sexuelle.*

A. Conditions normales de l'affinité sexuelle. — L'affinité sexuelle entre gamètes de même espèce existe seulement quand les cellules sont aptes à la fécondation, c'est-à-dire quand elles sont mûres. Elle peut aussi se manifester quelque temps avant et après l'état de maturation. Nous avons vu, par exemple, que les spermatozoïdes sont susceptibles de copuler avec les ovocytes de premier ordre au moment de la première mitose de maturation (fig. 778). Delage a montré expérimentalement que les ovocytes de certains Echinodermes sont fécondables quand le noyau perd sa membrane et quand le suc nucléaire se répand dans le cytoplasme, c'est-à-dire dès la prophase de la première mitose ovocytaire; il désigne ce phénomène sous le nom de *maturation cytoplasmique.* D'autre part, les œufs complètement mûrs perdent très tôt leur fécondabilité et passent à un état de *surmaturité* (Hertwig); leur vitalité et leurs fonctions spécifiques s'affaiblissent alors de plus en plus; les fécondations peuvent encore s'opérer, mais le plus souvent elles sont polyspermiques. Enfin, l'aptitude à la féconda-

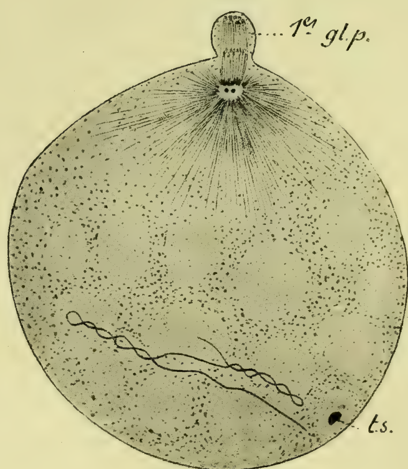


Fig. 778. — *Ovocyte de premier ordre de* Physa fontinalis.
Fécondation pendant la première mitose de maturation.
D'après Kostanecki et Wierzejski.

tion apparaît d'une manière périodique après un grand nombre de générations agames et persiste peu de temps chez certaines formes unicellullaires. Chez *Leucophrys patula*, les fécondations surviennent après la 300e et même la 450e génération agame ; chez *Stylonichia pustulata*, ce phénomène se manifeste après 130 à 180 bipartitions successives (MAUPAS).

L'affinité sexuelle n'existe donc entre gamètes d'une même espèce que dans certaines conditions et seulement pendant une période précise de leur existence. Il est intéressant de rechercher : 1° la nature de ce processus; 2° les conditions biologiques dans lesquelles il s'exerce (O. HERTWIG).

B. **Nature de l'affinité sexuelle.** — Les observations de nombreux auteurs nous ont renseigné sur la manière d'être des gamètes mises en présence les unes des autres, sans nous apprendre toutefois la nature des forces qui agissent dans ces conditions.



FIG. 779. — *Polyspermie dans un œuf de* Strongylocentrotus lividus BRIT. × 1.200.

Chez les Métazoaires, au moment de la copulation des produits sexuels, les zoospermes se dirigent activement vers l'œuf et parcourent souvent des distances considérables avant de l'atteindre ; l'œuf semble passif au cours de ces phénomènes; mais au moment où un spermatozoïde s'approche de sa périphérie, le protoplasme se soulève en un cône d'attraction qui s'allonge vers le spermatozoïde, l'absorbe dans sa masse, puis s'affaisse et disparaît. L'action à distance exercée les unes sur les autres par les gamètes se démontre avec une grande évidence si l'on s'adresse à des espèces inférieures dont les produits sexuels sont mis en liberté dans l'eau et s'y recherchent mutuellement. Chez l'Algue *Cutleria*, les anthérozoïdes sont attirés par les œufs mûrs situés à une distance de plusieurs centimètres (FALKENBERG). Les anthérozoïdes des Fougères sont attirés par l'œuf alors même que celui-ci en est très éloigné.

Ces faits et d'autres analogues démontrent l'affinité sexuelle, mais sans dévoiler sa nature. Nous sommes réduits à des hypothèses plus ou moins vraisemblables à ce sujet. On a invoqué l'action de forces identiques à la force magnétique ou l'action chimiotactique positive des substances sécrétées par les produits sexuels. Cette dernière hypothèse est basée sur l'attraction exercée sur les zoospermes par certaines substances chimiques. Telle est l'influence de l'acide tartrique en solution très diluée sur les anthérozoïdes des Fougères. Ces explications sont peu admissibles et ne peuvent cadrer

avec nombre de faits contradictoires. Dangeard et Giard considèrent la conjugaison des gamètes comme un fait de nutrition spéciale. La force qui pousse les gamètes à s'incorporer l'une à l'autre est une sorte de *faim sexuelle;* le résultat de cette incorporation est une nutrition additive, une homophagie sexuelle, qui s'exerce seulement quand la nutrition ordinaire ou indirecte ne se réalise plus, c'est-à-dire pendant ou après la maturation des gamètes. Cette hypophagie sexuelle se caractérise par la persistance, dans les cellules conjuguées, des chromosomes qui disparaissent dans les cas de nutrition ordinaire d'une cellule par l'autre.

Il est difficile de se prononcer sur ces tentatives d'explication. Aussi sommes-nous volontiers de l'avis de O. Hertwig : dans l'état actuel de la science, il est plus exact de ramener les phénomènes de la conjugaison sexuelle « aux actions réciproques de deux corps protoplasmiques, organisés d'une façon un peu différente, et de désigner ces actions réciproques sous le nom d'affinité sexuelle. Nous devons nous contenter de cette expression générale, parce que nous ne pouvons suffisamment analyser les forces qui entrent en action. »

C. **Degrés de l'affinité sexuelle.** — Cette analyse devient plus difficile et le problème de l'affinité sexuelle plus mystérieux quand on l'étudie dans ses divers degrés. Dans les conditions normales, l'affinité sexuelle se manifeste énergiquement entre les produits sexuels issus de deux individus différents et de même espèce. Mais comment se comporteront ces mêmes produits dans les cas où les cellules sexuelles sont proches parentes, et dans les cas où elles proviennent d'individus qui appartiennent à des espèces différentes ?

On désigne la fécondation entre cellules proches parentes sous le nom d'*autofécondation.* L'étude de l'autofécondation fournit des conclusions contradictoires. Dans certains cas, il existe une affinité sexuelle très grande et une fécondation normale entre gamètes proches parentes; dans d'autres cas, l'affinité sexuelle fait absolument défaut.

L'exemple le plus frappant et le plus connu d'affinité sexuelle positive dans l'autofécondation nous est fourni par un grand nombre de Phanérogames, dont les oosphères sont normalement fécondées par le pollen de la même fleur. Mais les exemples d'affinité sexuelle négative dans l'autofécondation sont infiniment plus nombreux.

Les Unicellulaires nous en fournissent des exemples démonstratifs. Les cultures pures d'Infusoires ciliés issus des générations agames fournies par un seul individu, ne montrent jamais de conjugaison (Maupas). Pour que celles-ci se produisent, il est nécessaire de mélanger des Infusoires issus de cultures différentes. Aussi, Maupas conclut-il qu'un croisement entre individus de souche différente est indispensable pour l'acte de la conjugaison.

De même, chez certaines Phanérogames, l'autofécondation ne peut se réaliser. Chez *Corydalis cava*, les fleurs ne fructifient que si l'on dépose du pollen d'une plante sur les stigmates d'une autre plante. Ce transport du pollen est réalisé dans la nature par les Insectes. Il se forme aussi des fruits quand la fécondation est effectuée entre fleurs d'une même grappe, mais ils ne renferment que peu de graines et n'arrivent pas toujours à leur complet développement (Hildebrand).

L'affinité sexuelle s'atténue de plus en plus jusqu'à disparaître si l'on met en présence les produits sexuels d'individus de plus en plus éloignés dans la série des Êtres vivants.

Il est des cas, cependant, où des produits appartenant à des individus d'espèces différentes peuvent s'attirer réciproquement, se féconder et se développer normalement. On dit alors qu'il y a *hybridation* ou *croisement*. Mais il faut que les générateurs ne soient pas trop dissemblables pour que l'hybridation soit possible. En général, on admet qu'entre deux formes appartenant à des *genres* différents il ne peut exister d'affinité sexuelle. Cependant, cette loi ne peut prétendre à aucune signification précise ni à aucune généralisation.

Certaines espèces de *Lobelia*, de *Verbascum* et de *Passiflora*, par exemple, peuvent se féconder avec du pollen provenant d'espèces distinctes (Darwin). Tous les individus des genres *Hippeastrum* et *Corydalis* et ceux de diverses Orchidées présentent la même particularité. Les Liliacées, Rosacées, Salicinées, Papavéracées donnent facilement des hybrides. Il en est de même dans le règne animal. Le Serin a été croisé avec neuf espèces de Moineaux; certains Poissons, certains animaux domestiques, Ane, Cheval, Chien, Lapin ont donné des résultats analogues.

D'autre part, on obtient des résultats contradictoires dans des conditions biologiques identiques en apparence. Certaines espèces, aussi voisines au point de vue taxonomique que les précédentes, ne peuvent cependant former des hybrides. On constate par là que l'affinité sexuelle dans certaines limites est indépendante des affinités systématiques. Bien plus, entre cellules sexuelles de deux espèces différentes, elle peut exister dans un seul sens : les œufs d'une espèce donnée peuvent être fécondés par les zoospermes d'une autre espèce, tandis que les zoospermes de la première espèce ne peuvent féconder les œufs de la seconde. Dans ces tentatives de *fécondation réciproque* (Darwin), on obtient des résultats impossibles à prévoir. Les œufs de *Rana esculenta* sont fécondables par le sperme de *Rana fusca*, tandis que le croisement inverse des deux espèces reste toujours stérile (Pflüger). En mélangeant du sperme de *Strongylocentrotus lividus* avec des œufs mûrs d'*Echinus microtuberculatus*, la fécondation se fait facilement, et la segmentation se poursuit aussitôt avec régularité. Dans le croisement inverse, la grande majorité des œufs ne subissent aucun changement (O. et R. Hertwig). On pourrait multiplier ces exemples.

Des œufs qui, normalement, refusent la pénétration à des spermatozoïdes d'une espèce différente peuvent devenir fécondables quand les conditions extérieures ont modifié le degré d'affinité sexuelle (fig. 779). Chez les Echinodermes, les œufs, après la ponte, opposent une résistance de moins en moins grande à la pénétration de spermatozoïdes d'espèce étrangère et finissent souvent, après un certain temps, à se laisser tous féconder et à donner naissance à des embryons normaux. C'est ce que l'auteur appelle *fécondation par retards successifs*. Par exemple, en croisant successivement des œufs de *Sphærechinus granularis* avec du sperme de *Strongylocentrotus lividus*, on observe qu'immédiatement après la ponte les œufs ne se fécondent pas ou très rarement, qu'après deux heures un quart, 10 p. 100 se laissent féconder, qu'après six heures un quart, 60 p. 100, et qu'après dix heures un

quart tous ou à peu près sont fécondés et se développent normalement (O. Hertwig).

D'autres conditions que la précédente peuvent agir sur l'affinité sexuelle. Darwin pense que la domesticité facilite le croisement. Il en est de même dans les cas d'acclimatation.

Cette étude comparée des conditions de l'affinité sexuelle nous a donc renseignés sur les meilleures conditions de la reproduction amphimixique. Il est démontré que le résultat de cette reproduction est compromis quand la constitution des gamètes qui se conjuguent est ou bien trop homologue ou bien trop dissemblable. L'observation montre en outre que ce résultat est le meilleur quand les générateurs appartiennent à la même espèce, mais sont légèrement modifiés à la suite de variations faibles acquises dans des conditions de vie différentes. La fécondation amphimixique aura alors pour résultat de créer des formes intermédiaires tout en laissant place à de nombreuses variantes dans la conformation individuelle des produits. La reproduction « sexuelle égalise, atténue constamment les différences qui se sont produites par l'action des facteurs extérieurs chez les individus d'une même espèce ; elle crée des formes moyennes ; elle tend précisément à rendre l'espèce plus homogène et à lui conserver son caractère particulier. A ce point de vue aussi ne manque pas d'importance l'affinité sexuelle, cette propriété énigmatique qu'a la substance organique de ne pouvoir former une union féconde avec une substance trop identique ou trop dissemblable à elle-même. En effet, les espèces et les genres sont maintenus distincts parce que les produits ne peuvent se mélanger avec succès, à cause des différences de leur organisation et du peu d'importance de leur affinité sexuelle ». C'est dans le même sens que s'expriment Darwin et Spencer. D'après Darwin, « la fécondation croisée joue un rôle très important dans la nature, parce qu'elle maintient les individus d'une même espèce ou variété fidèle au caractère de cette espèce ou de cette variété ». Spencer dit : « La reproduction sexuelle constitue un moyen de neutralisation ininterrompue des déviations contraires d'un état moyen de l'espèce, déviations qui sont occasionnées par différents groupes de forces agissantes. C'est cette élévation et cet abaissement rythmiques de semblables déviations contraires qui assurent la continuité de la vie de l'espèce. » (O. Hertwig.)

CHAPITRE IX

Théories de l'Hérédité.

Article premier. — HISTORIQUE : PRÉFORMATION, ÉPIGENÈSE, THÉORIE CELLULAIRE

Les études sur les produits sexuels et les phénomènes morphologiques de la fécondation ont permis de poser les bases scientifiques des théories de l'hérédité. Ces tentatives, légitimées par l'intérêt du problème, restent en grande partie dans le domaine des hypothèses. Les faits actuellement connus qui se rattachent à cette question biologique sont trop peu nombreux, trop peu concordants, pour permettre des généralisations satisfaisantes et pour nous mettre à même d'en donner une explication matérielle. Les hypothèses émises n'en sont pas moins intéressantes et importantes à connaître : elles ont le mérite de fournir à notre curiosité une solution provisoire en attendant celle des faits et de constituer des suggestions fructueuses pour les investigateurs attachés à résoudre le problème de l'hérédité.

Ce problème a passionné de tout temps les philosophes naturalistes. Dès la plus haute antiquité, on a proposé des solutions dont le thème a peu varié jusqu'à la période moderne. Les conclusions des penseurs de l'antiquité et du moyen âge, édifiées sur des déductions imaginatives, peuvent être caractérisées sous le nom de théories de la *préformation*. Ces chercheurs considéraient que le produit existe tout préformé, avec les caractères réduits de l'organisme futur, soit dans le germe de l'homme, soit dans celui de la femme. De là, les deux séries d'opinions qui ont régné tour à tour et qui ont été ardemment défendues par les naturalistes suivant leurs préférences ou leurs opinions préconçues.

L'opinion antique a placé exclusivement dans le liquide séminal de l'homme la propriété générative. Le document le plus ancien que l'on possède à cet égard est le *Manava-Dharma-Sastra*, livre sacré des Hindous. Comme tous les monuments religieux, il impose à la curiosité de l'homme les explications dogmatiques des phénomènes naturels. La mère est un champ où le père dépose sa semence ; celle-ci germe et reproduit un organisme qui est la continuation substantielle du père ; « la semence, y est-il dit, découle des principales ou, selon d'autres, de toutes les parties du corps;

elle contient en puissance toutes les facultés dévolues aux organes ; s'il y a des vices inhérents à quelque partie de l'organisme des générateurs, ils doivent nécessairement se transmettre à la semence et de la semence au fœtus puisqu'il émane d'elle (1) ».

Erasistrate, Diogène de Laerte, Galien, toute l'école d'Alexandrie partagèrent la même opinion. Après la découverte du zoosperme par Leuvenhoeck et son élève L.-V. Hamm, certains biologistes ont localisé dans cet animalcule les propriétés accordées jusqu'ici au liquide séminal et ont voulu voir en lui un organisme minuscule et rudimentaire. Les anciennes figures d'un zoosperme idéal dessinées par Hartsœcker et Dalempatius démontrent bien cette tendance. Hartsœcker admet qu'il existe dans la tête du spermatozoïde un petit être formé complètement, avec une grosse tête, des jambes et des bras reployés. La queue renferme un cordon qui sort de l'ombilic et qui deviendra le cordon ombilical, car le spermatozoïde se greffe dans l'utérus par le bout de la queue. Dalempatius distingue aussi dans la tête spermatique un *Homunculus* qui se développe tout d'abord aux dépens de l'œuf, puis aux dépens de l'organisme maternel. Le père possède donc l'influence prépondérante dans la génération ; seul le spermatozoïde se développe ; seul il représente le support des qualités héréditaires. On a appelé *spermatistes* les partisans de cette manière de voir.

Les *ovistes*, au contraire, défendent la théorie opposée et considèrent l'œuf comme l'élément essentiel de la génération. D'après Harvey, le fœtus se constitue dans la matrice à la suite d'une sorte de stimulus exercé par le liquide séminal, qui féconde l'organisme maternel tout entier et le rend capable de déterminer dans l'utérus le développement de ses œufs. Descartes partage cet avis et assimile la fécondation à une fermentation. Après avoir découvert le follicule ovarique, qu'il considère comme l'œuf lui-même, de Graaf a émis l'opinion que l'œuf est fécondé dans l'ovaire, puis tombe dans l'utérus ; mais cette fécondation représente un stimulus immatériel et le zoosperme ne peut avoir aucune prétention à l'édification du futur organisme. Spallanzani considère l'œuf non fécondé de la Grenouille comme une Grenouille en miniature qui se développe et se déploie sous l'influence de la fécondation.

Cette théorie de la préformation a eu pour conséquence logique l'étrange théorie de « l'emboîtement des germes ». Un germe quelconque doit contenir les germes préformés de tous ses descendants, puisque les générations dérivent les unes des autres en série continue. Le célèbre physiologiste Haller, en partant de cette donnée, s'est efforcé de compter les germes renfermés dans l'ovaire de notre mère Eve et les a évalués à 200.000 millions au moins ! Bien plus, Leibnitz a appliqué cette conception à sa théorie des Monades et à l'origine des âmes humaines indissolublement unies aux corps qui les renferment. « Les âmes des hommes ont toujours existé sous la forme de corps organisés en la personne de leurs ancêtres jusqu'à Adam, c'est-à-dire depuis le commencement des choses ! » (Hæckel.)

A cette théorie de la préformation, G.-Fr. Wolff, opposa la *théorie de l'épigenèse*, qu'il a édifiée sur des observations scientifiques précises et

(1) Y. Delage.

laborieuses, et qu'il a exposée dans sa thèse de doctorat intitulée : *Theoria generationis*. L'œuf de Poule, d'après lui, ne montre aucun modèle préformé de l'organisme futur ; les différentes parties de celui-ci se développent l'une après l'autre, se transforment et parviennent peu à peu à acquérir leur architecture définitive aux dépens d'une substance germinative indifférente qui s'organise à la suite de la fécondation. On observe là une chaîne de néoformations successives, une véritable « épigenèse ». L'organisme s'édifie progressivement, se complique peu à peu par l'adjonction de nouveaux feuillets et de nouveaux organes : il n'est donc pas préformé dans l'œuf ou le zoosperme. Wolff a montré que le disque germinatif se délamine tout d'abord en une série de trois feuillets situés les uns au-dessus des autres ; ces feuillets donnent naissance aux systèmes les plus importants de l'organisme ; le système nerveux en dehors, puis en dedans les systèmes musculaire et vasculaire, et enfin le tube digestif.

Le résultat général et fécond des études de Wolff a été d'opposer aux rêves des philosophes naturalistes des conclusions établies par l'observation scientifique et l'analyse méthodique des faits. Mais, à cette époque, et bien que nous soyons au milieu du dix-huitième siècle, on n'avait pas la conception de la valeur des faits et on leur opposait encore victorieusement les idées préconçues et les affirmations dogmatiques. C'est pourquoi la découverte de Wolff a été négligée jusqu'au commencement du dix-neuvième siècle. « La principale entrave lui venait de la puissante autorité de Haller, qui la combattait avec obstination, lui opposant ce dogme : Il n'y a pas de devenir ! Aucune partie du corps n'est formée avant l'autre, toutes se produisent en même temps. Wolff, qui avait dû partir pour Pétersbourg, était mort depuis longtemps lorsque ses découvertes, oubliées depuis, furent reproduites par Lorenz Oken à Iéna (1806). » (Hæckel.)

Mais le fondement même de la théorie de l'épigenèse était erroné : elle s'appuyait sur ce fait que l'organisme se différencie aux dépens d'une substance qui s'organise et commence ses métamorphoses après la fécondation. Elle fut bientôt supplantée par une théorie nouvelle, la *théorie cellulaire*. On sait maintenant que l'œuf et le zoosperme sont deux *cellules* aptes à la conjugaison, que l'œuf fécondé est une cellule mixte munie des idioplasmes des deux gamètes ; que l'organisme est produit par les divisions innombrables de cet œuf et représente par conséquent un amas de cellules, qui toutes procèdent à part égale des deux générateurs. Nous connaissons ces résultats dont l'acquisition récente est d'une portée biologique considérable, et c'est l'étude critique qu'on en a faite qui a servi de base aux théories modernes sur l'hérédité.

Article 2. — LES THÉORIES MODERNES DE L'HÉRÉDITÉ

Nous exposerons seulement les principales de ces théories, en retenant l'essence de chacune d'elles, et en cherchant tout d'abord à analyser le système commun sur lequel elles s'appuient.

Les auteurs admettent que tout organisme est le support de caractères spécifiques et particuliers. Ces particularités et ces caractères existent à l'état d'ébauches dans les produits sexuels greffés sur ces organismes, et se développeront dans les descendants qui reproduiront nécessairement les caractères des générateurs. Et ainsi de suite dans toutes les générations successives.

La question est de savoir comment ces caractères peuvent exister dans les produits sexuels, et sous quelle forme ils y sont représentés. D'après la majorité des auteurs, ils sont représentés ou plutôt supportés par de très minuscules particules matérielles qui échappent à l'observation. C'est là une supposition logique, basée sur ce que l'on sait de la constitution de l'organisme, agrégat d'un grand nombre de cellules et de la constitution de la cellule, agrégat d'un nombre immense de particules de diverse nature. Rien n'empêche de poursuivre au delà des limites de l'observation cette décomposition de la matière vivante élémentaire et de concevoir dans les éléments reproducteurs un nombre immense de granules matériels ; mais il faut bien s'arrêter dans cette opération à des unités indivisibles qui représentent la plus petite unité physiologique possible.

Ces unités matérielles ont reçu des noms différents de la part des biologistes qui en ont conçu la nécessité. Ce sont les *gemmules* de Darwin, les *plasomes* de Wiesner, les *unités physiologiques* de Spencer, les *pangènes* de de Vries, les *idioblastes* de Hertwig, les *micelles* de Nægeli, les *biophores* de Weismann, etc. Ces particules représentatives supportent chacune un caractère différent et peuvent avoir au cours du développement ou une action directe, individuelle, ou une action commune ; dans ce dernier cas, elles s'agencent en nombre plus ou moins grand et de façon très variable ; elles peuvent produire par l'infinie variété de leurs combinaisons un très grand nombre de caractères morphologiques et physiologiques. « Pour me servir de deux métaphores, dit O. Hertwig, je dirai que les idioblastes sont comparables aux lettres de l'alphabet qui, peu nombreuses cependant, forment, en se combinant différemment, des mots différents, mots qui, à leur tour, en se combinant différemment, forment des propositions de sens différents. Les idioblastes sont encore comparables aux sons qui engendrent des harmonies si diverses en se succédant ou en se combinant de mille manières. »

Toutes ces particules représentatives se multiplient après avoir doublé de volume par nutrition. Il faut admettre ce postulat si l'on veut comprendre que la substance héréditaire est partagée dans toutes les cellules de l'organisme ; ce que nous savons de la division et du partage d'unités cellulaires d'un ordre plus élevé comme les microsomes, les chromosomes ou les corpuscules centraux, nous conduit naturellement à l'adopter. De plus, elles ne sont pas assimilables aux molécules ou aux atomes de la physique ou de la chimie, qui ne peuvent s'accroître et se diviser sans perdre leurs propriétés essentielles ; elles constituent donc des groupes de molécules tout en conservant des dimensions extrêmement exiguës. Nægeli, en partant de la formule de la molécule d'albumine, arrive à établir par le calcul que 1 micromillimètre cube renferme environ 400 millions de micelles.

Les auteurs ont construit leurs hypothèses sur le mécanisme de l'héré-

dité en s'appuyant sur ces propriétés fondamentales des particules représentatives. C'est une base bien fragile peut-être, puisqu'elle est entièrement hypothétique ! Il n'en est pas moins vrai cependant qu'elle s'appuie elle-même sur des inductions légitimées par un nombre considérable d'observations importantes : « L'avenir aura à apporter, par l'observation et l'expérimentation, la preuve matérielle de l'exactitude de ces hypothèses. De même que l'observation a démontré le bien-fondé de la théorie cellulaire, à savoir que tous les organismes, tant végétaux qu'animaux, sont formés d'unités élémentaires, de même les faits prouveront le bien-fondé de la théorie de l'hérédité. Déjà de nombreuses tentatives ont été faites dans cette direction. Elles se rapportent aux phénomènes observés lors de la fécondation des animaux, des végétaux et des Infusoires. » (O. Hertwig.)

Mais ces particules, à côté de ces caractères généraux, n'ont pas toutes les mêmes propriétés. Elles représentent les cellules du corps d'après Darwin et les pangénistes, tandis qu'elles supportent un caractère et une propriété de l'organisme d'après Nægeli et de Vries, ou à la fois les caractères morphologiques des cellules et leurs propriétés d'après Weismann.

L'hypothèse de Darwin (1868) sur la pangenèse des gemmules représente le point de départ des théories modernes qui s'appuient sur l'existence des particules représentatives. Les gemmules de l'auteur sont édifiées dans les cellules des organismes et les représentent exactement ; mais, de plus, elles sont susceptibles de sortir des cellules où elles se sont formées, de se transporter dans l'organisme entier, et de pénétrer dans d'autres cellules où elles se multiplient abondamment ; quand une gemmule pénètre dans une cellule naissante qui n'en possède pas encore, elle la féconde pour ainsi dire et la façonne à son image ; ce phénomène se passe dans tout l'organisme, d'où le nom de pangenèse attribué à la théorie. Toute cellule ne reçoit que les gemmules qui lui sont nécessaires, mais il n'en est pas de même des cellules germinales ; celles-ci reçoivent incessamment des gemmules de toutes les cellules du corps pendant leur différenciation ; elles accumulent en elles des représentants de tous les éléments du soma, soma embryonnaire à tous les stades, soma adulte, soma pathologique même. On conçoit dès lors que la cellule germinale contienne en puissance l'organisme futur et soit susceptible, en se développant, de léguer au produit tous les caractères morphologiques et les propriétés qu'elle renferme.

Les idées de Galton (1875) et de Brooks (1883) proviennent directement des suggestions de Darwin, dont elles ne sont que des modifications. Galton nie la circulation des gemmules telle que la conçoit Darwin. Il admet, lui aussi, l'existence de particules représentatives des cellules ; l'œuf fécondé les renferme toutes, et l'ensemble de tous ces « germes » constitue la « stirpe ». Celle-ci se divise au début de l'ontogenèse en deux parties ; l'une passe dans toutes les cellules du corps et se trouve utilisée au cours de tous les processus de différenciation ; l'autre (résidu de la stirpe) est conservée dans les cellules germinales de l'individu en voie de développement pour entrer en activité lors d'une ontogenèse ultérieure. Ici les gemmules ne sont plus attirées par les cellules et ne voyagent pas à travers l'organisme. Brooks propose également une modification à la conception de Darwin. Il est inutile qu'une cellule continue à émettre des gem-

mules identiques à celles qu'elle a déjà émises ; ce fait ne devient nécessaire que quand elles se sont modifiées en quelque chose ; elles émettent alors de nouvelles gemmules qui viennent se fixer dans le plasma germinatif. Or, le mâle seul est susceptible de variations individuelles ; les gemmules existent seulement chez le mâle ; le spermatozoïde seul contient des gemmules représentant les modifications acquises pendant la vie de l'organisme. La mère confère seulement au produit les particules représentatives de toutes les parties du corps. Brooks voit donc dans la cellule femelle le principe conservateur, et dans la cellule mâle le support des variations.

La théorie de de Vries (1889) est également issue, d'après l'auteur lui-même, de l'ancienne hypothèse de Darwin sur la pangenèse. De Vries a repris la conception des gemmules. Il désigne sa théorie sous le nom de *Pangenèse*, mais la circulation de ces organites se localise au seul territoire cellulaire, d'où le nom de *pangenèse intracellulaire* donné à cette théorie.

Tous ces pangènes sont différents les uns des autres par leur constitution chimique et possèdent des propriétés particulières qui donnent à chaque cellule son caractère spécifique ; chaque cellule contient un grand nombre de pangènes, et son caractère général lui est donné par leurs caractères particuliers.

Toutes les sortes de pangènes existent dans le noyau ; ils y demeurent en l'état d'inactivité. Certains pangènes issus du noyau se rendent dans le cytoplasme, où ils se multiplient abondamment. Ce sont ceux dont la cellule a besoin pour manifester ses caractères particuliers. Le noyau possède donc tous les pangènes de l'individu ; le protoplasme au contraire possède peu de sortes de pangènes, mais ceux de chaque sorte y sont abondants.

Le mécanisme de l'hérédité se comprend avec facilité si l'on admet cette constitution cellulaire. Les pronucléus paternel et maternel possédant chacun tous les pangènes de l'individu, le noyau mixte issu de la fécondation possédera à la fois les caractères des deux générateurs. Point n'est besoin d'admettre la conservation intégrale du plasma germinatif dans les cellules constitutives de la *lignée germinative*. Toutes les cellules du corps renferment tous les pangènes de l'individu et sont, à la rigueur, susceptibles de le reproduire. Si les cellules somatiques sont privées du pouvoir reproducteur, dans l'immense majorité des cas, c'est à la suite d'une adaptation fonctionnelle qui les a orientées dans un autre sens. Enfin, grâce à l'existence de ces pangènes, on peut ainsi expliquer les autres phénomènes biologiques généraux, comme la variation, la régénération, l'atavisme.

Remarquons ici que les pangènes de de Vries ont peu de points de commun avec les gemmules de Darwin. Les gemmules représentent en effet des cellules, et toute cellule possède des gemmules différentes de celles des autres cellules. Les pangènes, au contraire, peuvent se retrouver dans beaucoup de cellules, mais associées différemment. La théorie de de Vries se rapproche plus de celle de Nægeli, émise d'ailleurs antérieurement à la pangenèse intracellulaire.

Nægeli s'éloigne considérablement, dans sa théorie des micelles, des conceptions de ses devanciers. D'après lui, le protoplasme est constitué par de petites masses albuminoïdes séparées les unes des autres par

de l'eau d'intercalation. Ces micelles se disposent dans chaque cellule en un réseau qui s'anastomose avec le réseau micellien des cellules voisines et qui forme ainsi dans l'organisme un tout continu. Dans les mailles de ce *réseau idioplasmique* se trouve un plasma plus liquide où nagent des micelles sans orientation prédominante. C'est le *plasma nutritif.* Ces micelles sont les supports des propriétés et des fonctions, c'est-à-dire des caractères morphologiques et physiologiques des cellules et, par suite, de tout l'organisme ; mais ils doivent se grouper pour produire ces caractères et ces fonctions ; la vie ou telle manifestation vitale n'est pas la propriété des micelles, mais le résultat de leur arrangement. Ces micelles sont en grand nombre de sortes et chacune répond à un caractère différent ; elles sont toutes présentes à la fois dans les cellules de l'organisme, et les micelles de chaque sorte sont disposées les unes à la suite des autres en files qui s'étendent dans tout le réseau micellien. A ces files sont surajoutées des files d'autres sortes de micelles ; toutes ces files parallèles constituent des *faisceaux de fibres* associés eux-mêmes en groupes d'ordre supérieur. Les faisceaux sont les facteurs des caractères élémentaires et les groupes peuvent déterminer un caractère complexe.

Un faisceau quelconque, facteur d'un caractère, peut être actif dans une cellule et inactif dans une autre. Le faisceau, par exemple, qui détermine la formation de la chlorophylle sera actif dans les feuilles et inactif dans les pétales ou les racines. Celui qui détermine une fonction, comme la formation du pollen, est actif en un point bien localisé et inactif dans le reste du soma. Enfin, à côté de ces faisceaux dont l'activité est apte à se manifester et se manifestera inévitablement au cours de l'ontogenèse, il en existe d'autres, peu developpés ou peu excitables, sauf dans des circonstances exceptionnelles. Ils représentent les *caractères latents.*

La reproduction et l'hérédité s'expliquent dès lors facilement. La constitution de l'idioplasma étant identique dans tous les points du réseau, la cellule reproductrice renfermera tous les caractères de l'organisme et les léguera au nouveau produit. La reproduction par spores, par bouturage, par parthénogenèse, etc., se comprend aussi bien que la fécondation amphimixique. Dans ce dernier cas, le cordon micellien de l'œuf fécondé aura une constitution intermédiaire à celle des cordons des parents, les files correspondantes se conjuguant deux à deux, celles du père allant se placer à côté de celles de la mère, qui s'écartent légèrement les unes des autres. Il n'a plus dès lors qu'à s'accroître en longueur au fur et à mesure de l'ontogenèse.

Le produit possédera donc en puissance *tous* les caractères des deux parents ; mais un certain nombre de files et faisceaux resteront latents, et certains caractères prédomineront sur tous les autres. Quand le produit offre les caractères d'ancêtres très éloignés (*réversion*), ce fait est dû à la réapparition momentanée de facteurs latents depuis longtemps. Mais la réversion se produit rarement parce que les faisceaux trop vieux se détruisent.

La théorie de Nægeli, comme Delage le fait observer, a le grand avantage sur celles de ses devanciers de ramener à un petit nombre de propriétés et caractères élémentaires les nombreux caractères et propriétés des individus. C'est la combinaison de ces caractères élémentaires qui

produit les complexus morphologiques et physiologiques des organismes et qui explique les faits d'atavisme, de variation et d'évolution phylogénétique. Mais elle ne nous dit pas d'une manière suffisamment explicite de quelle nature sont ces caractères élémentaires ni pourquoi leurs supports, présents dans tout le réseau idioplasmique, développent l'expression de tel caractère en tel moment et sur tel point, et ne le développent pas sur les autres.

Les Idioblastes de O. Hertwig ont les mêmes propriétés générales que les Pangènes de de Vries ; ce sont des particules constitutives du noyau et du cytoplasma ; ils peuvent s'accroître par nutrition et se multiplier ; ils sont les porteurs de caractères particuliers et différents, et, par la combinaison de leurs actions, ils déterminent les caractères morphologiques et physiologiques. Le noyau contient toutes les variétés d'idioblastes ; un certain nombre seulement en sortent, émigrent dans le cytoplasma et lui confèrent ses propriétés spéciales. C'est ainsi que s'acquiert, au cours de l'ontogenèse, la spécificité des cellules.La difficulté est de concevoir pour quelles causes telle catégorie d'idioblastes émigre dans une cellule alors que les autres demeurent renfermés dans le noyau. Il faut rechercher ces causes dans les influences du milieu ; ces influences ne sont pas les mêmes dans tous les points du germe ; la différenciation devient une fonction du lieu et des conditions ambiantes, et l'auteur, en s'appuyant sur les expériences de Driesch, insiste sur leur extrême importance. Dans la fécondation, les idioblastes paternels et maternels s'unissent et se fusionnent en idioblastes mixtes ; ils ne se maintiennent pas comme supports de deux tendances distinctes. Dans cette fusion, les parties paternelle et maternelle peuvent être équivalentes ou l'emporter l'une sur l'autre ; le produit peut donc être intermédiaire aux deux parents ou se rapprocher plus de l'un d'eux. Les divisions du noyau mixte issu de la fécondation sont toujours homogènes ; une cellule quelconque renferme toutes les variétés d'idioblastes, et c'est ce qui explique facilement les phénomènes de régénération, de bourgeonnement, de reproduction asexuelle. Le seul rôle des divisions réductrices dans la reproduction sexuelle est uniquement d'empêcher la substance héréditaire d'augmenter à chaque génération. Au contraire de Weismann, Hertwig admet que la réduction chromatique peut être quantitative, mais non qualitative.

Dans les spéculations de Weismann on retrouve les gemmules de Darwin, les facteurs des propriétés élémentaires de Nægeli, les pangènes intracellulaires de de Vries. Il a associé ces données en un faisceau solide appuyé sur un grand nombre de faits, et son système de prédétermination des caractères constitue une des constructions les plus puissantes qui aient été édifiées sur le problème de l'hérédité.

D'après Weissmann, l'unité fondamentale de l'idioplasma est le *biophore*, particule invisible mais susceptible de se nourrir et de se multiplier. Chaque biophore est le support d'une propriété élémentaire ; tous ces biophores sont contenus dans le noyau ; mais ils peuvent en sortir, émigrer dans le cytoplasma (*morphoplasma*) et lui imprimer son cachet caractéristique. Leur nombre est immense et aussi grand que le nombre des caractères que peuvent présenter les innombrables cellules d'un organisme supérieur.

Les biophores semblables s'associent en groupes : ce sont les *déterminants;* ceux-ci peuvent s'accroître et se multiplier. Un déterminant suffit pour déterminer toutes les cellules identiques, comme les cellules spécifiques d'un organe; par ses multiplications répétées, il est abondamment représenté dans toutes ces cellules et leur donne leurs qualités particulières.

Enfin, ces déterminants sont agrégés en unités d'ordre supérieur et accessibles à nos moyens d'investigation; ce sont les microsomes ou chromomères du noyau. Ceux-ci contiennent tous les déterminants nécessaires pour la différenciation de tous les organes d'un individu; WEISMANN les appelle *Ides*, et chacune de celles-ci représente le facteur indispensable et suffisant de l'ontogenèse.

Ces ides sont agencées en files qui correspondent aux chromosomes ou segments chromatiques. Ce sont les *Idantes*. « Donc, en somme, l'idioplasme est formé d'un petit nombre d'idantes, les bâtonnets ou chromosomes; ceux-ci sont formés d'une longue file d'ides en chapelet, les microsomes, dernière unité visible au microscope. Les ides sont formées d'un petit édifice de biophores et enfin les biophores sont des édifices de molécules chimiques. » (Y. DELAGE.)

Il nous faut maintenant examiner la manière d'être de l'idioplasma dans l'ontogenèse et comment est obtenue la différenciation des cellules et des organes. L'observation montre que, au cours des divisions ontogénétiques, les ides des idantes se fissurent longitudinalement et récupèrent ensuite par nutrition leur volume primitif. Si cette division égale a intéressé tous les déterminants, les ides-filles seront *identiques* et il en sera de même des cellules-filles. Cette division est dite *homogène*. Mais dans certaines divisions, une répartition inégale des déterminants doit se réaliser. Chaque ide-fille et, par suite, chaque cellule-fille reçoit seulement ceux qui lui sont nécessaires à elle et à sa lignée. Cette division est *hétérogène* et donne naissance à des cellules dissemblables. Ces divisions hétérogènes continuent pendant tout le cours de l'ontogenèse; les cellules perdent de plus en plus de leur complexité; chacune d'elles laisse en chemin, pour ainsi dire, les déterminants étrangers à sa spécialisation et à celle de ses descendants; elle se différencie de plus en plus jusqu'à obtenir un minimum de complexité et un maximum de différenciation. A ce moment, la cellule est spécialisée ; elle ne contient qu'une seule variété de déterminants, mais toujours en nombre égal à ce qu'il était dans l'œuf fécondé, car ils se sont multipliés par scission ; à chaque division hétérogène, l'ide récupère autant de déterminants particuliers qu'elle en perd d'étrangers pour elle et sa lignée. La spécificité des cellules s'explique donc facilement de cette manière. Il est de plus évident qu'une cellule qui a perdu au cours de l'ontogenèse un ou plusieurs déterminants par le fait des divisions hétérogènes ne peut les récupérer dans la suite.

Mais l'idioplasma germinatif, doit nécessairement renfermer en lui tous les déterminants de l'organisme. Il n'en peut perdre aucun ; sa persistance intégrale, sa continuité substantielle s'imposent pendant l'ontogenèse. Dès la première mitose ontogénétique, une des cellules-filles de l'œuf fécondé doit recevoir, outre son lot propre de déterminants (plasma ovogène), un lot indivis de tous les déterminants qu'elle garde

en réserve (plasma germinatif). Ce lot est ainsi distribué sans partage à une seule cellule-fille à chaque division ontogénétique et ainsi de suite jusqu'à la cellule mère des éléments sexuels. Puis, celle-ci se divise un grand nombre de fois par divisions homogènes. Ce processus continue jusqu'à la constitution définitive des cellules-souches spermatogénétiques et ovogénétiques, dont chacune possède une collection complète de déterminants.

Si les choses se passaient exactement comme nous venons de le dire, la composition du plasma germinatif demeurerait toujours la même; les produits ressembleraient toujours aux parents et la masse de plasma germinatif doublerait à chaque génération; la variation serait difficile, sinon impossible. Mais le mélange des plasmas germinatifs mâle et femelle et la réduction chromatique ont introduit dans la gamogenèse toutes les combinaisons possibles. La composition en idantes et en ides s'est modifiée profondément et progressivement dans toutes les espèces à reproduction amphimixique. Prenons un exemple. Dans une espèce possédant 16 idantes, ceux-ci sont identiques entre eux avant la première reproduction amphimixique. Au moment de la première amphimixie, le noyau femelle expulse dans ses globules polaires la moitié de ses idantes, et si nous les désignons par la lettre A, le noyau femelle mûr contiendra seulement 8 A. De même, la gamète mâle, à la suite des divisions réductrices qui leur ont donné naissance, renfermera seulement 8 B; après la fécondation, le premier noyau de segmentation contiendra 8 A + 8 B, c'est-à-dire deux sortes différentes d'idantes. A la deuxième génération amphimixique, l'œuf mûr contiendra 4 A + 4 B ; fécondé par une gamète réduite : 4 C + 4 D, ce noyau sera constitué par 4 A + 4 B + 4 C + 4 D. A la troisième génération, le 1er noyau de segmentation contiendra (2 A + 2 B + 2 C + 2 D) + (2 E + 2 F + 2 G + 2 H). A la 4e, il renfermera A + B + C... + P; tous les idantes appartiennent à des ancêtres différents.

Un processus analogue, mais un peu plus compliqué, permet d'étendre aux ides la même conception. Weismann en recherche le mode dans la reconstitution des chromosomes aux dépens du spirème qui ne se segmente pas toujours rigoureusement au même endroit et, plus récemment, dans la division transversale des chromosomes pendant la maturation des produits sexuels. Toutes les ides des idantes sont donc différentes après un certain nombre de générations, et chacune d'elles renferme les déterminants d'un ancêtre différent; chacune d'elles représente un plasma ancestral complet.

Étant donnée cette constitution du plasma germinatif, il est possible de se rendre compte du mécanisme à l'aide duquel le produit sera déterminé et acquerra ses caractères héréditaires propres.

Un caractère quelconque est représenté dans les ides différentes par le même déterminant; quand les cellules qui vont offrir ce caractère se constituent, elles sont déterminées par tous ces déterminants homologues qui vont sortir de l'idioplasma et se répandre dans le morphoplasma ; aussi la cellule (ou l'ensemble de ces cellules) prendra-t-elle, dans ces conditions, un caractère mixte qui reflétera l'ensemble des caractères ancestraux représentés par tous ces déterminants homologues. Mais l'observation démontre qu'il n'en est jamais ainsi : un individu possède rare-

ment les qualités mixtes de ses parents ; presque toujours il se rapproche plus ou moins de l'un de ses deux générateurs par telle ou telle de ses qualités. Il faut que certains déterminants l'emportent sur les autres et confèrent ainsi aux cellules les qualités de certains ancêtres plutôt que celles des autres.

Pour qu'un caractère donné soit hérité par le produit, il faut que les déterminants de ce caractère soient en majorité dans les ides des générateurs ; il faut que ce caractère soit représenté parmi tous les déterminants homologues par un groupe plus puissant de déterminants du caractère spécial. Ce sont les déterminants *homodynames*. Supposons, pour prendre un exemple, la forme du nez. Celui-ci pourra être droit, aquilin, épaté, c'est-à-dire revêtir les trois caractères A′, A″, A‴; les déterminants de la forme du nez peuvent être répartis en trois groupes dont chacun commandera un de ces trois caractères, soit a', a'', a''' ; on appellera homodynames les déterminants de chaque forme, soit tous les a', tous les a'', etc... ; a', a'', a''' seront entre eux *hétérodynames*. Si la forme du nez est représentée dans le plasma germinatif du père par 80 p. 100 des déterminants a' et par 20 p. 100 des deux autres types ; si, d'autre part, cette forme est représentée chez la mère par 60 p. 100 des déterminants a'', 30 p. 100 des déterminants a' et 10 p. 100 des déterminants a''' ; dans le produit, le type a' sera représenté par $\frac{80 + 30}{2} = 55$ p. 100 et sera le mieux exprimé chez lui. De cette manière, on peut expliquer toutes les variétés de ressemblance du produit avec les parents ; de cette manière encore on trouve l'explication matérielle de la « *lutte des tendances héréditaires* ».

Mais il arrive que les caractères ne se mêlent pas en toutes proportions et que l'un d'eux l'emporte, sans que les autres puissent s'exprimer. « La formule des caractères contenus dans le plasma germinatif n'est pas la même que celle des caractères exprimés » (Delage). Pour la simplification de la description, retenons seulement les différences entre les idantes, et supposons un être possédant 8 idantes, a b c... h. Supposons encore que les déterminants homologues des 4 idantes a, b, c, d soient homodynames, et ceux des 4 idantes e, f, g, h soient hétérodynames. Les qualités supportées par les idantes a, b, c, d seront évidemment seules représentées dans le produit ; la formule a, b, c, d sera seule représentée dans le produit ; celui-ci contiendra également les caractères e, f, g, h, mais ils seront latents dans son plasma germinatif. Quand il concevra à son tour, il léguera donc à ses descendants les supports de caractères non exprimés en lui, mais susceptibles, grâce à des combinaisons nouvelles, de s'exprimer dans ces mêmes descendants. De cette manière peuvent s'expliquer tous les cas de ressemblance héréditaires fréquemment observables.

Delage a réuni dans un tableau deux exemples de ressemblance héréditaire que nous reproduisons ci-dessous.

Dans ce tableau, convenons de mettre entre parenthèses le groupe d'idantes qui sera expulsé par la division réductrice, et en lettres italiques ceux qui déterminent les caractères de l'individu en raison de ce qu'ils contiennent plus de déterminants homodynames que les autres.

1°) Un petit-fils ressemble à son grand-père paternel sans ressembler à son père. La notation convenue nous permet de résumer la chose ainsi :

Grand-père	Grand'mère	
abcd (efgh)	mnop (qrst)	
Fils		Femme du fils
abcd (*mnop*)		vxyz (κβγδ)
	Petit-fils	
	abcd vxyz	

2°) Une fille ressemble à sa tante maternelle sans ressembler à sa mère ni à ses grands-parents. Voici la série de formules qui explique ce cas :

Grand-père	Grand'mère	
abcd (*efgh*)	mnop (qrst)	
1re fille (la tante)	2e fille (la mère)	Mari de la mère
abcd mnop	abcd (qrst)	vxyz (κβγδ)
	Petite-fille	
	abcd vxyz	

Nous voyons donc qu'à l'aide du jeu des ides et des déterminants, WEISMANN peut donner une explication matérielle de tout le problème de l'hérédité. Les faits de bourgeonnement, de régénération, d'atavisme, d'hybridation sont également envisagés par l'auteur et, pour les expliquer, il lui faut compliquer la structure de l'idioplasme et la répartition des déterminants pendant l'ontogenèse. Ce système si vaste et si ingénieux ne peut être examiné ici, même dans son ensemble. Il a l'avantage de tenir compte des faits connus et de chercher à remplacer les conceptions métaphysiques de l'hérédité par une explication matérialiste vraisemblable. Mais, un grand nombre de faits ne peuvent cadrer avec cette théorie et certains même paraissent l'infirmer complètement. La théorie de WEISMANN exige que tout soit déterminé d'avance dans le développement et pose en principe la prédétermination des caractères, admise également par ROUX dans sa théorie de la mosaïque et par HIS dans son principe de la région organogène du germe. Mais cette notion paraît devoir être reconnue comme fausse. Les expériences de DRIESCH, MORGAN WILSON sur la segmentation chez les Oursins ont mis en évidence l'indifférenciation des premiers blastomères qui renferment tous potentiellement les ressources intracellulaires indispensables au développement d'un organisme complet ; ce fait devient inexplicable dans l'hypothèse de WEISMANN. De même, chez l'adulte, la spécificité des cellules n'est pas irrévocable. Ces observations ne paraissent donc pas conciliables avec la notion d'une différenciation absolue. A cette notion, les faits de régénération opposent également une objection importante, puisque des cellules déjà spécialisées et adaptées à une fonction ont pu reconstruire des organes et des tissus dont les éléments, en partie du moins, leur sont absolument dissemblables.

Aussi doit-on peut-être conclure avec DELAGE : « qu'il n'y a point dans le plasma germinatif de particules distinctes représentant les parties du corps

ou les caractères et propriétés de l'organisme ». Cet auteur combat énergiquement la doctrine des particules représentatives et de l'anisotropie de l'œuf. Les gamètes ont une constitution relativement simple, beaucoup plus simple que les auteurs ne l'admettent d'habitude ; elles ne contiennent pas d'avance les éléments de leur évolution. Le facteur essentiel des caractères héréditaires consiste dans la composition chimique et l'arrangement des parties de l'œuf. Cette organisation physico-chimique explique que l'œuf contienne les caractères futurs de l'organisme, mais à l'état d'ébauches à peine indiquées; ces caractères se développeront et s'amplifieront au fur et à mesure du développement, mais à la condition qu'il rencontre à chaque pas de son évolution les conditions qui lui sont nécessaires et qui sont rigoureusement déterminées. Cette constitution physico-chimique des gamètes explique facilement le mécanisme de l'hérédité et ses manifestations. On conçoit que le mélange des substances germinatives fournisse un type intermédiaire entre les deux parents ; mais il n'est pas la moyenne rigoureuse entre ces deux types; cet amalgame produit une substance un peu différente des substances paternelle et maternelle et dont la constitution physico-chimique subit des oscillations variées, mais peu étendues autour d'une constitution moyenne fixe. Dans le développement des caractères du produit, il faut faire intervenir, à côté des facteurs inhérents à l'œuf, d'autres facteurs qui proviennent des conditions extérieures. Bien plus, c'est le concours de ces conditions extérieures qui conduit à son terme normal le développement ontogénétique. « L'hérédité donne donc à l'œuf sa constitution physico-chimique élémentaire, relativement simple, mais rigoureusement précise. Son rôle direct s'arrête là. »

Il peut paraître excessif de faire jouer un rôle aussi important aux conditions extérieures parmi lesquelles évolue l'ontogenèse. Dans la majorité des cas, elles représentent des facteurs absolument quelconques, soumis aux variations les plus étendues ; leur action devrait produire fréquemment toute la gamme des altérations tératologiques. Rien de plus dissemblable que les conditions extérieures auxquelles sont soumis la plupart des œufs. Et cependant ils parviennent toujours au même résultat. Les expérimentations les plus variées ont d'ailleurs montré combien il est difficile d'influencer l'ontogenèse. Il semble, au contraire, que l'œuf renferme en lui toutes les potentialités de son développement futur. Et, de plus, la préparation des produits sexuels, les faits de réduction chromatique, la morphologie de la fécondation paraissent bien indiquer que les propriétés héréditaires sont renfermées dans la chromatine. C'est là un point que Delage n'envisage pas assez. De nouveaux, de nombreux faits d'observation nous sont encore nécessaires pour nous fournir la solution du problème de l'hérédité.

LIVRE XI

DÉGÉNÉRESCENCE ET MORT DE LA CELLULE

La distinction que nous avons établie entre le soma et le germen s'accentue quand nous les envisageons dans la durée ; alors nous apparaît la notion de l'immortalité du germen et de la mortalité du soma. La mortalité d'un organisme pluricellulaire n'existe pas au sens qu'on lui attribue d'ordinaire ; la vie se continue dans la cellule reproductrice quand cette cellule se trouve dans les conditions requises pour recommencer un nouveau cycle de multiplications et pour réédifier un organisme complet. Toutes les cellules mûres du germen ne bénéficient pas de leur immortalité potentielle ; à chaque instant il en meurt des milliers ; mais on a le droit de dire qu'aucune d'entre elles ne serait morte si elle s'était rencontrée avec une gamète du sexe opposé.

Le problème se complique et devient plus intéressant encore quand nous envisageons, au même point de vue, les éléments où la substance somatique et la substance germinative se trouvent confondues ; tel est le cas dans les formes unicellulaires. Comme on peut s'y attendre à priori, l'observation montre que ces petits organismes sont immortels ; on ne conçoit pas, dans les conditions favorables d'existence, de cause qui puisse entraîner leur mort nécessairement. L'Infusoire se multiplie par voie agame un grand nombre de fois, puis devient sénile et meurt s'il ne se conjugue pas avec un individu semblable à lui et n'échange pas avec ce dernier une certaine partie de sa substance nucléaire. Après ce « rajeunissement caryogamique », suivant l'expression de Maupas, l'Infusoire recommence avec activité une nouvelle série de divisions scissipares. Certains auteurs voient dans cette

conjugaison un état physiologique équivalent à la mort; mais WEISMANN pose la saisissante objection de demander où se trouve le cadavre.

La substance du germen est donc immortelle; elle possède seule cette particularité quand elle se trouve localisée dans certaines cellules spécifiques, et la partage avec la substance du soma quand toutes les deux sont réunies dans un même organisme monocellulaire. Est-ce à dire que les cellules somatiques sont fatalement vouées à la mort? Cette conception, vraie dans l'ensemble, souffre cependant de nombreuses exceptions. Les cellules somatiques de l'Hydre, les cellules cambiales des plantes, les parenchymes des feuilles de Saule, de Bégonia, etc., sont susceptibles de reproduire l'animal ou la plante entière avec ses éléments germinatifs chargés de la substance idioplasmique immortelle. Certaines Solanées (Pommes de terre) se reproduisent par bouture depuis un temps considérable et fournissent aussi un exemple remarquable de cellules somatiques impérissables. Peut-être est-il logique d'admettre que ces cellules ont hérité d'une certaine quantité de plasma germinatif susceptible de se développer dans certaines conditions et de jouer le rôle dévolu aux seuls éléments germinatifs? Mais, il n'en est pas moins certain que ces cas sont relativement rares et paraissent établir une transition, au point de vue de l'impérissabilité, entre les cellules germinatives et les cellules somatiques.

Les cellules somatiques peuvent mourir individuellement,ou par groupes, ou en masse quand le soma tout entier a cessé de présenter les conditions requises pour la continuation de la vie. Certaines cellules du corps meurent et sont éliminées de l'organisme dans les conditions normales et à toutes les périodes de l'existence. Il suffit de rappeler les cellules des glandes, du revêtement stomacal ou intestinal, les cellules de l'ectoderme tégumentaire; ces éléments se desquament sans cesse et se trouvent remplacés par de nouveaux éléments sans cesse régénérés aux dépens de l'assise génératrice. La mort des cellules somatiques usées constitue donc un phénomène normal, toujours compensé par une prolifération d'éléments plus jeunes et mieux adaptés à leurs fonctions.

Mais d'une manière générale, les cellules meurent quand elles ne trouvent plus autour d'elles les conditions indispensables à la vie. Ces conditions anormales se rencontrent le plus souvent au cours des processus pathologiques. La mort des cellules est alors lente et progressive; elle est précédée d'une agonie plus ou moins longue. La mort cellulaire *a un développement*, suivant l'expression de VERWORN. L'ensemble des processus qui se passent pendant cette période agonique peut être désigné sous le terme de *nécrobiose*, introduit dans la pathologie par H. SCHULTZ et VIRCHOW. VIRCHOW voulait seulement définir par ce terme des processus pathologiques macroscopiques. Il désignait ainsi les parties malades qui disparaissent peu à peu sans qu'on ne puisse plus rien distinguer de leur forme; d'autre part, il appelait *nécrose* la mortification des parties avec conservation de leur forme primitive. KLEBS et ISRAËL ont transporté dans le domaine microscopique la définition de VIRCHOW; ils ont nommé *nécrobiose*, ou *nécrose indirecte*, la série des aspects pathologiques que présente une cellule avant de mourir, et nécrose l'aspect cadavérique d'une cellule saisie brusquement par la mort.

Étant donnée la différenciation des cellules, étant donnée également l'extrême variabilité des causes morbides qui peuvent agir sur elles, il est certain que les altérations nécrobiotiques doivent être extrêmement dissemblables. Leur étude, théoriquement intéressante, a pris une énorme importance à cause de l'intérêt pratique qui s'attache à l'histoire des maladies. Les résultats qu'elle a fournis constituent le vaste domaine de *l'histologie pathologique* que nous ne désirons même pas aborder. Des processus qui caractérisent la mort cellulaire nous retiendrons seulement ceux dont l'analyse est susceptible d'étendre nos connaissances sur la biologie générale. En nous plaçant à ce point de vue, nous pouvons distinguer trois groupes principaux de phénomènes nécrobiotiques. Nous ferons rentrer dans le 1er ceux qui sont caractérisés par la disparition progressive de la vie cellulaire et par l'absence de manifestations vitales aberrantes. Ce sont les phénomènes de *nécrobiose histolytique*. Nous placerons dans le 2e les processus aberrants susceptibles de pervertir le métabolisme normal et de conduire peu à peu à des dégénérescences qui précèdent la mort des cellules. C'est la *nécrobiose métamorphotique*. Enfin, nous rangerons dans le 3e les phénomènes aberrants offerts par la reproduction cellulaire dans les conditions pathologiques.

Article 2. — NÉCROBIOSE HISTOLYTIQUE

La nécrobiose histolytique se réalise dans tous les cas où une cellule subit une diminution, puis un arrêt du métabolisme qui conduit à la néoformation de la matière vivante. La cellule perd de plus en plus de sa substance, puis la matière vivante subit des transformations variées qui sont imparfaitement connues et dont les manifestations variables se produisent dans des conditions difficiles à établir.

L'histolyse se rencontre aussi bien dans les conditions normales que dans les conditions pathologiques. Un certain nombre d'organes embryonnaires, à fonction transitoire, disparaissent à une époque variable du développement par histolyse de leurs cellules. Le pronéphros, une partie du corps de Wolff chez le mâle, le corps de Wolff tout entier chez la femelle, le thymus, beaucoup d'éléments testiculaires avant la maturité sexuelle se trouvent dans ce cas. Mais ce processus est infiniment plus accentué encore chez les formes larvaires à transformation rapide. La régression de la queue du têtard à l'époque de sa métamorphose (Loos, Barfurth, Bataillon) en constitue un exemple typique (fig. 780). Dans presque tous ces cas, les cellules se séparent les unes des autres à la suite de la disparition progressive de la substance cimentante qui les réunit ; elles s'atrophient de plus en plus, puis sont dévorées par les phagocytes, dont le rôle actif dans la disparition des organes devenus inutiles a été mis en évidence par Metschnikoff et Kowalewsky.

Les phénomènes histolytiques les plus variés ont été observés avec fréquence surtout dans les conditions pathologiques. Dans les maladies, dans

certaines lésions, dans les organes privés de leur excitation fonctionnelle, les éléments offrent une série de processus nécrobiotiques dont les uns sont identiques à ceux de l'histolyse normale, et dont les autres sont particuliers et peuvent être rangés dans la catégorie des phénomènes *nécrotiques*. Nous étudierons tout d'abord les principaux caractères de l'histolyse, en prenant pour base de notre classification les modifications présentées par le cytoplasme. Les modifications du noyau sont trop nombreuses et trop polymorphes pour servir au même but.

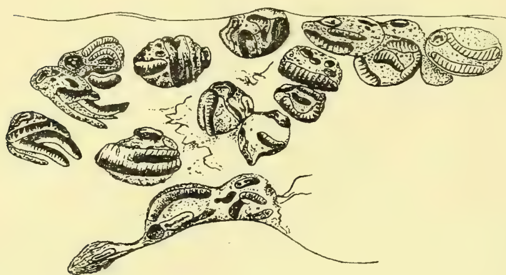


FIG. 780.— *Histolyse de la queue du têtard chez* Rana temporaria. Les résidus des fibres musculaires sont incorporés par des phagocytes. × 250. D'après BATAILLON.

A. **Nécrobiose hyaline.** — Au cours de cette nécrobiose, le cytoplasme se condense peu à peu en une masse homogène, réfringente, translucide, qui se colore avec énergie par les teintures acides. Ce processus, très fréquent, a été rencontré par les auteurs dans tous les tissus et dans tous les cas de mort lente des cellules (1). Les cellules des tissus extirpés de l'organisme et conservés aseptiquement pendant un temps plus ou moins long présentent le plus souvent les modifications cytoplasmiques que nous venons de décrire (SCHMAUS et ALBRECHT) (fig. 781).

La substance nucléaire, pendant ce temps, ou se rétracte peu à peu en une seule masse très colorable (*pycnose* du noyau), ou se décompose en grains plus ou moins volumineux qui peuvent se répandre dans le cytoplasme (*caryorrhexis*) (KLEBS, FRIEDMANN et PANDI), ou se dissout et imbibe l'aire nucléaire ou même tout le cytoplasma (*caryolyse* ou *chromatolyse*). On rencontre toutes ces altérations dans les cellules sexuelles des testicules de Mammifères pendant la préspermatogenèse. FLEMMING a signalé des phénomènes analogues dans les cellules de la granulosa des follicules ovariens atrétiques, et GUMPRECHT a observé dans la nécrobiose des leucocytes au cours de la leucémie aiguë des phénomènes chromato-

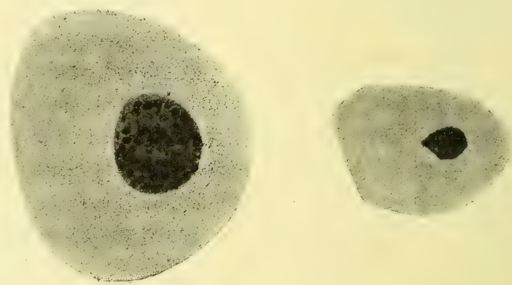


FIG. 781. — *Nécrobiose hyaline de spermatocytes de Cobaye.* Le testicule avait été conservé aseptiquement pendant 3 jours. × 1.000.

(1) BIONDI, PRENANT, BOUIN, dans le testicule ; VAN BENEDEN, SCHOTTLAENDER, HENNEGUY dans le follicule de de Graaf; CORNIL, ALVAREZ, NIKIFOROW, VOLKOWITCH dans les tumeurs et en particulier dans le rhinosclérome.

lytiques particulièrement nets. La *dégénérescence cireuse* des muscles au cours de certaines maladies, pyrexies aiguës, fièvres typhoïdes, typhus, etc., paraît être assimilable à la nécrobiose hyaline. On y constate une coagulation, puis une homogénéisation de la substance musculaire avec disparition de la striation transversale et enfin une fragmentation en mottes hyalines. Il existe souvent dans ce cas une multiplication active des noyaux. Ces phénomènes s'observent surtout dans les muscles cardiaques au cours de la fièvre typhoïde, comme l'ont encore démontré récemment Regaud et Mollard.

B. **Nécrobiose granuleuse.** — Elle est caractérisée pai un processus qui paraît être l'inverse du précédent. Le protoplasme des éléments qui subissent cette désintégration devient plus ou moins grossièrement granuleux; la membrane cellulaire disparaît le plus souvent et les granulations mises en liberté s'échappent dans le liquide intercellulaire, s'y dissolvent ou sont absorbées par les phagocytes. C'est la *plasmarrhexis* de Klebs. En même temps, le noyau peut présenter tous les phénomènes involutifs que nous avons étudiés au sujet de la nécrobiose hyaline (fig. 782).

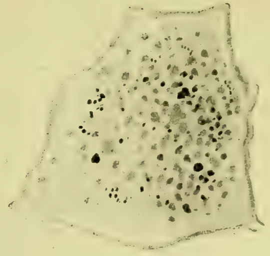


Fig. 782. — *Nécrobiose granuleuse d'un spermatocyte de jeune Rat pendant la préspermatogenèse.* × 1 000.

Ce genre de nécrobiose est fréquent dans les cellules sexuelles qui meurent en grand nombre pendant la préspermatogenèse. Le corps protoplasmique de ces cellules au début de la désintégration présente presque constamment une hypertrophie de sa substance qui précède l'apparition des granulations dans sa masse; souvent aussi la membrane cellulaire s'épaissit et se clive en plusieurs lames avant de se résorber.

Verworn s'est livré à d'intéressantes recherches sur la fonte granuleuse du cytoplasme chez beaucoup d'Infusoires. Un objet particulièrement favorable pour ce genre de recherches est le *Hyalopus Dujardinii*. Si on sectionne un pseudopode chez cet animal, il se détruit de proche en proche à partir du plan de section ; le protoplasme se transforme en petits globules et quelquefois en petites vésicules transparentes ; ces granulations ont donc pris naissance par transformation d'un protoplasme primitivement réfringent et homogène. Mais Verworn fait de plus observer que les pseudopodes de *Hyalopus*, pendant la vie normale, montrent une disposition dont l'état pathologique n'est que l'exagération. Homogènes dans l'état d'extension, les pseudopodes prennent une structure nettement alvéolaire pendant la contraction, puis paraissent bosselés, bour ouflés si cette contracture devient très forte. Les mêmes phénomènes se passent successivement dans la désintégration granuleuse, et le protoplasme devient tout d'abord alvéolaire; puis les cloisons de ces alvéoles se contractent en sphérules reliées les unes aux autres par le liquide muqueux issu des vacuoles. D'après Verworn, *la désintégration granuleuse se produit quand la contracture est poussée au delà du maximum*. Le même auteur généralise cette conception et admet que « *partout nous trouvons que tout protoplasma, dont la contractilité peut se manifester, meurt en état de contraction* ».

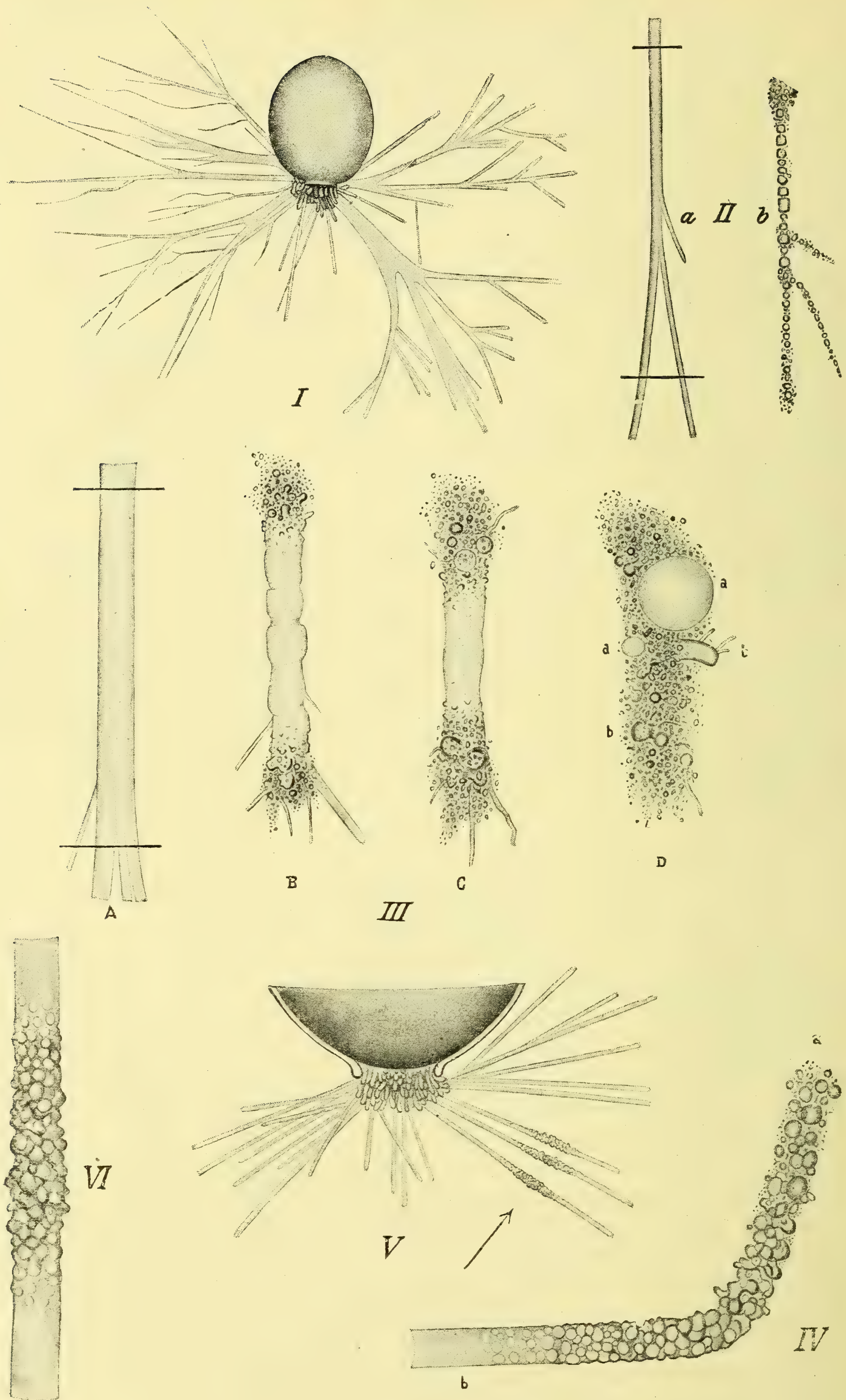

I
a
II
b
A
B
C
D
a
a
b
b
III
VI
V
IV
a
b

Fig. 783. — *Hyalopus* (*Gromia*) *Dujardinii*; dégénérescence granuleuse expérimentale.

I, individu entier avec ses pseudopodes en voie de rétraction. — II, III, pseudopodes sectionnés avec dégénérescence granuleuse progressive. Les globules et gouttelettes protoplasmiques ne sont plus réunis que faiblement par une masse muqueuse lâche. Entre eux apparaissent quelques gouttes plus volumineuses de protoplasme hyalin (III, *D*, *b*) ainsi que quelques grosses boules de mucus (III, *D*, *a*). — IV, pseudopode subissant à partir du point de section (*a*) la dégénérescence granuleuse progressive. Grossissement plus considérable. En *a*, la destruction granuleuse est déjà complète. En *b*, début de la destruction qui se manifeste par la formation de vacuoles. — V, orifice de la coquille de *Hyalopus* avec pseudopodes en extension; trois de ces pseudopodes, à l'endroit de la flèche, ont été excités et ont pris un aspect bosselé. — VI. partie excitée d'un pseudopode à un fort grossissement. La comparaison avec IV montre la coïncidence des aspects. D'après Verworn.

A côté de ces phénomènes histolytiques, on peut ranger une série de processus, importants en pathologie, mais moins intéressants au point de vue de la biologie générale ; ce sont les processus *nécrotiques*. Ceux-ci se manifestent surtout à la suite de la destruction rapide des parties lésées. Telle est la *gangrène sèche*, où les cellules perdent rapidement leur eau de constitution et se ratatinent en petits amas secs et friables ; la *nécrose de coagulation*, caractérisée par la coagulation des matières albuminoïdes des tissus, comme dans la rigidité cadavérique ou dans les cellules atteintes par les liquides coagulants de l'albumine ; *la nécrose de colliquation*, manifestée par la liquéfaction rapide et complète des cellules lésées, comme dans la gangrène humide et les collections purulentes. Dans la majorité des cas, ces derniers processus sont produits par la pullulation des microorganismes de la putréfaction.

Cette énumération de quelques façons de mourir d'une cellule est forcément incomplète : les phénomènes qui caractérisent l'histolyse sont encore imparfaitement connus. Beaucoup de facteurs restent à élucider dans la nécrobiose, et en particulier les causes qui déterminent une cellule à disparaître d'une manière plutôt que d'une autre. Cette pathologie spéciale est à créer en grande partie ; elle est particulièrement intéressante, parce que les processus morbides exagèrent souvent les processus normaux et peuvent nous donner une intelligence plus complète de certains phénomènes de physiologie cellulaire et de biologie générale.

Article 2. — NÉCROBIOSE MÉTAMORPHOTIQUE

Dans la nécrobiose métamorphotique, les cellules présentent, pendant la période plus ou moins longue qui précède leur mort, une série de perversions dans leurs manifestations vitales. Il ne s'agit plus ici d'un arrêt graduel de leur métabolisme, mais d'un dévoiement de leur activité normale. Ces phénomènes vitaux aberrants, désignés ordinairement sous le nom de *dégénérescences*, conduisent souvent les cellules à la fabrication de produits anormaux. Les mieux connus parmi ces processus dégénératifs sont : les dégénérescences graisseuse, amyloïde, muqueuse, pigmentaire, et la calcification.

A. **Dégénérescence graisseuse.** — On peut considérer comme en état de dégénérescence graisseuse les cellules qui présentent une teneur en graisse

supérieure à la normale. Virchow et Lukjanow signalent à ce sujet la distinction nécessaire à établir entre la dégénérescence et l'infiltration graisseuse. Dans l'infiltration graisseuse, les matières grasses fournies à l'organisme par les aliments se déposent dans certaines cellules, comme, par exemple, les cellules du tissu conjonctif sous-cutané. L'obésité se produit de cette manière. Dans la dégénérescence graisseuse, au contraire, la graisse se constitue dans les cellules aux dépens de leur propre substance et à la suite d'un processus pathologique. Il faut ajouter que cette métamorphose représente quelquefois un processus normal. Les cellules de la glande mammaire en sont un exemple, et le lait qu'elles élaborent est essentiellement



Fig. 784. — *Ovaire de vieille chienne.*
Follicule de de Graaf dont l'ovocyte se trouve au début de la dégénérescence graisseuse. × 250.

constitué par des globules de graisse. Les glandes sébacées sont plus typiques encore; leurs éléments constitutifs se chargent peu à peu de cette substance, meurent quand elles en sont chargées, et sont expulsées en masse pour former le produit de sécrétion. C'est là un exemple de sécrétion holocrine.

La dégénérescence graisseuse proprement dite apparaît dans les cellules qui d'habitude ne renferment pas de graisse, dans les éléments en régression, dans les cellules des organes et des tissus les plus divers, au cours des maladies chroniques, dans les troubles de nutrition, dans les intoxications, etc. Il s'introduit alors dans le cycle vital normal des cellules des altérations sur lesquelles on est loin d'être fixé, mais qu'on rattache d'ordinaire à l'insuffisante quantité d'oxygène apporté par le sang. La cellule ne recevant plus, ou bien n'étant plus capable d'absorber l'oxygène, la graisse n'est plus oxydée et se dépose dans le réticulum cytoplasmique en quantité souvent très considérable. Verworn fait observer que c'est la même cause qui détermine la dégénérescence graisseuse dans l'intoxication par l'alcool ou le phosphore ; ces substances absorbent dans le sang une grande quantité d'oxygène et déterminent une diminution dans l'apport aux cel-

lules de cet agent chimique. Une semblable dégénérescence graisseuse se manifeste surtout dans les cellules hépatiques ; un exemple typique nous est fourni par les ovocytes de Mammifères contenus dans les follicules de de Graaf en voie d'atrésie (fig. 784).

B. **Dégénérescence amyloïde.**— La dégénérescence amyloïde se caractérise par le dépôt dans les tissus d'une substance analogue à l'amidon. C'est une substance brillante, d'aspect cireux et lardacé, et qui offre vis-à-vis de l'iode, employé concurremment avec de l'acide sulfurique étendu, une coloration bleue analogue à celle que prend, avec l'iode, l'amidon végétal ou la cellulose. VIRCHOW lui a donné le nom d'amyloïde pour ce motif ; mais sa nature chimique n'est pas élucidée, et l'on sait actuellement qu'elle renferme de l'azote et présente certaines réactions de l'albumine. Elle apparaît tout d'abord au niveau des parois des artérioles ; de là elle irradie vers les capillaires et les grosses artères. Le parenchyme des organes s'altère ensuite. On n'est pas fixé sur son origine et son mode de genèse. Cette substance se constitue, sans doute, dans le cytoplasme des cellules et se trouve produite par une altération spécifique du métabolisme cellulaire normal ; mais on n'a pu saisir sur le fait le début de ces processus ; on pense qu'une fois sortie des cellules, la substance amyloïde s'insinue dans les espaces intercellulaires, où elle s'accumule en masses qui disjoignent et compriment les cellules tissulaires. Elle se produit dans les maladies chroniques qui diminuent et dévoient la nutrition générale, comme la tuberculose, la syphilis, les suppurations prolongées des os, dans la dysenterie chronique, la cachexie malarienne, les cancers, l'alcoolisme, etc... Dans tous ces cas, l'organisme résiste à des infections spécifiques et à des intoxications. L'inanition prolongée ne produit jamais la dégénérescence amyloïde ; ce fait prouve bien qu'à côté d'une nutrition insuffisante, il faut placer un processus pathogénique spécial. D'ailleurs cette altération n'atteint pas tous les organes ; elle se localise sur les parois des vaisseaux, les muscles lisses et striés, le tissu lymphoïde, surtout la rate, le foie, les reins, le tissu conjonctif de la muqueuse intestinale (RECKLINGHAUSEN). Quoi qu'il en soit, ce mode de dégénérescence demeure un processus obscur, en particulier au point de vue des phénomènes cellulaires qui accompagnent la transformation de l'albumine des cellules en substance amyloïde.

C. **Dégénérescence muqueuse.** — On est plus renseigné sur la métamorphose muqueuse, dont on a pu suivre l'évolution dans un grand nombre de cellules. Cette métamorphose se produit à l'état normal chez tous les organismes, en particulier dans les cellules cylindriques des voies respiratoires et digestives. Une métamorphose complète des cellules avec mort et disparition de ces dernières a été signalée chez certains animaux inférieurs. VERWORN en rapporte des exemples remarquables, en particulier chez certaines Holoturies étudiées à ce point de vue par SEMPER. Si l'on expose ces animaux à l'air libre, leur tégument épais et résistant comme du cuir se fluidifie et sécrète un liquide filant et muqueux. Une blessure produit le même effet. Les cellules ectodermiques se gonflent, se remplissent de sphérules muqueuses, puis se transforment en une masse visqueuse. Dans les conditions pathologiques bien étudiées chez l'homme, notamment dans les affections catharrales graves, les cellules cylindriques normalement

constituées par un protoplasme homogène subissent une transformation homologue. Le nombre des cellules mucipares est aussi considérablement augmenté dans certaines intoxications, par exemple dans l'empoisonnement par la pilocarpine. On constate souvent la même métamorphose dans diverses néoformations, carcinomes, sarcomes, enchondromes, dans certaines affections des os et du tissu conjonctif ; le myome en représente un cas bien typique ; dans le myxœdème qui survient dans les cas d'absence ou d'atrophie de la glande thyroïde, des masses énormes de mucus s'accumulent dans le tissu sous-cutané.

La *dégénérescence colloïde* se rapproche sous beaucoup de rapports de la dégénérescence muqueuse et offre une évolution analogue. Enfin, les cellules tissulaires peuvent subir un grand nombre d'autres processus métamorphotiques. Suivant les conditions et le genre de leurs perversions vitales, elles peuvent sécréter ou des sels calcaires qui les imprègnent de plus en plus complètement (*dégénérescence calcaire*), ou des sels minéraux variés (*minéralisation*), ou du pigment (*dégénérescence pigmentaire*). Dans tous ces cas, les cellules élaborent certaines substances en quantité plus considérable qu'à l'état normal, ou produisent des substances qu'elles ne sécrètent pas normalement. Les processus vitaux sont pervertis dans toutes ces conditions ; presque toujours la cellule qui les subit est fatalement vouée à la mort.

Article 3. — LA MULTIPLICATION CELLULAIRE DANS LES CONDITIONS PATHOLOGIQUES

La multiplication cellulaire se réalise par division indirecte et par division directe dans les tissus pathologiques comme dans les tissus normaux ; mais, dans ces conditions, elle présente certaines particularités qui indiquent un trouble profond dans la vitalité des cellules et qui conduisent à des résultats aberrants. Les cellules-filles, engendrées par les cytodiérèses des cellules en dégénérescence, s'éloignent toujours des cellules normales par certains caractères dont le plus facilement analysable consiste dans une distribution inégale, et pour ainsi dire quelconque, de la chromatine du noyau-mère dans les noyaux-filles. On rencontre abondamment de semblables processus dans les tumeurs de diverses natures, surtout dans les cancers épithéliaux, les sarcomes, ostéosarcomes, dans les processus inflammatoires, dans les hypertrophies d'organes et aussi dans certains éléments qui présentent, avant de mourir, des manifestations cytodiérétiques anormales, comme les cellules testiculaires pendant la préspermatogenèse et beaucoup d'ovocytes.

Au cours de la préspermatogenèse, on observe abondamment dans les jeunes spermatocytes des processus mitotiques anormaux analogues à ceux qui ont été décrits dans toutes sortes de conditions pathologiques ou expérimentales.

Un des cas les plus typiques et les plus fréquents consiste dans l'apparition de *mitoses asymétriques* ; elles sont caractérisées par la distribution inégale des chromosomes dans les deux couronnes polaires et par la genèse

de noyaux-filles inégaux. Une division inégale du cytoplasme suit généralement l'inégale division de la chromatine. Le nombre des chromosmes qui constitue l'aster chromatique le moins important peut être très réduit et compter à peine trois ou quatre fragments ; l'aster opposé, au contraire, en compte un nombre infiniment plus considérable. Dans ce cas, un seul des noyaux-filles prend souvent naissance et c'est en général aux dépens de la figure chromatique la plus riche en chromosomes. Toutes ces cellules disparaissent très vite dans le tube séminifère jeune ; elles représentent des essais, des tâtonnements locaux ; mais elles ne peuvent subsister parce qu'elles ne possèdent pas la constitution chromatique indispensable aux représentants de la lignée spermatogénétique (fig. 785).





FIG. 785. — *Spermatocytes de jeune Rat pendant la préspermatogenèse.*

A, mitose asymétrique. — B, résultat d'une mitose asymétrique. × 1.200.

De semblables divisions asymétriques ont été fréquemment constatées dans les tissus pathologiques et en particulier dans les carcinomes (STRŒBE, KLEBS, HANSEMANN, etc.). STRŒBE les a rencontrées en outre dans les néoplasmes et dans les tissus normaux enflammés. GALEOTTI a produit expérimentalement de semblables figures dans les cellules épithéliales de la *Salamandre*, dont il avait extirpé un fragment cutané et qu'il avait placées, pendant la cicatrisation de la blessure, dans des solutions très étendues de différentes substances chimiques.

On rencontre également dans les testicules jeunes une autre variété de mitoses anormales qu'il faut placer à côté des divisions asymétriques, parce que la plupart en dérivent. Ce sont les *mitoses hyper et hypochromatiques*. Celles-ci se caractérisent par le nombre de leurs chromosomes plus considérable ou moins considérable que dans les mitoses normales du même type cellulaire. L'augmentation du nombre des chromosomes paraît être la conséquence, dans la majorité des cas, d'une division asymétrique. C'est également l'opinion de HANSEMANN, CLAESSEN, GALEOTTI. Mais d'autres interprétations de ce phénomène ont été fournies par les

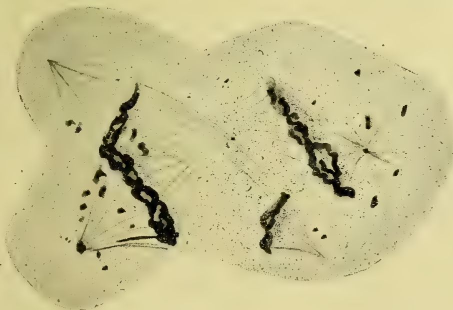


FIG. 786. — *Mitose pluripolaire dans un spermatocyte de jeune Rat pendant la préspermatogenèse.* × 1.200

auteurs. Wirchow, Klebs pensent que l'hyperchromaticité des cellules carcinomateuses peut être due à l'apport de matériaux nucléaires par l'intermédiaire des globules blancs. Flemming et Hansemann admettent d'autre part que la fissuration longitudinale des chromosomes peut anormalement s'opérer plusieurs fois de suite et donner naissance à un nombre de segments chromatiques double ou triple du nombre normal. Remarquons aussi que les cellules hyperchomatiques sont le plus souvent des cellules « hypercytoplasmatiques » pour ainsi dire ; ce phénomène plaide en faveur d'une nutrition aberrante ; celle-ci provoque sans doute la multiplication des microsomes chromatiques, leur augmentation de volume, ou le dédoublement plusieurs fois répété des chromosomes. Tous ces processus sont vraisemblables et peuvent être invoqués légitimement.

Une des variétés de mitose les plus fréquentes et les plus curieuses est la mitose *pluripolaire*. Nous savons déjà que ces mitoses se rencontrent dans les conditions normales : elles sont très fréquentes dans les tissus pathologiques, dans les tumeurs malignes, où elles ont été signalées par un grand nombre d'auteurs. Elles paraissent se constituer à la suite d'une division plusieurs fois répétée du corpuscule central et par l'existence de plusieurs centres cinétiques. Ces mitoses montrent toute sorte de variétés, depuis les mitoses tripolaires jusqu'à celles qui présentent un nombre très considérable de pôles; dans tous ces cas, les chromosomes se répartissent en nombre inégal sur les différentes branches de la figure achromatique et peuvent ainsi donner naissance à des noyaux de taille et de chromaticité inégales. On les rencontre assez fréquemment au cours de la préspermatogenèse chez les Mammifères (fig. 786). On les observe aussi dans les ovocytes des follicules en atrésie (fig. 787) ; dans les tissus pathologiques et les tumeurs malignes, leur nombre et leur fréquence les ont fait considérer comme des formations caractéristiques de ces proliférations déréglées et anormales (Arnold, Martin, Schottlaender, Cornil, Borrel, Kostanecki, Strœbe, Galeotti).

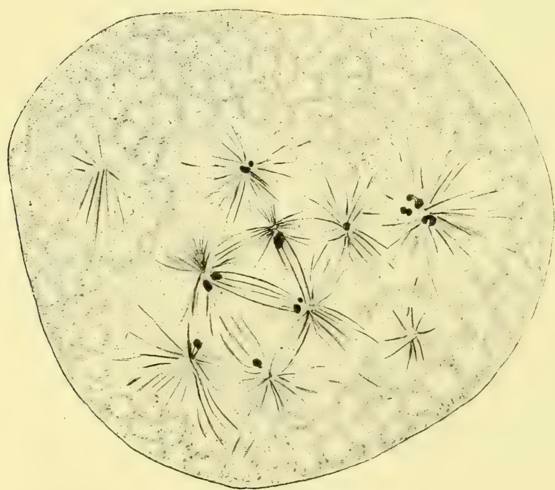


Fig. 787. — *Ovocyte de Cobaye contenu dans un follicule atrétique.* Mitose multipolaire anormale. × 1.000.

Enfin, dans les spermatocytes de très jeunes Rats, on peut rencontrer des *figures caryodiérétiques rudimentaires*. Dans certains éléments on assiste à une dispersion des chromosomes dans le cytoplasme ; les uns montrent une dégénération immédiate ; les autres, par groupes d'inégale importance, abandonnent le centre de la cellule, émigrent dans le cyto-

plasme et déterminent autour d'eux une orientation particulière des molécules cytoplasmiques qui figurent, par leur disposition, de petits fuseaux achromatiques. C'est la seule manifestation dynamique que ces figures caryodiérétiques paraissent susceptibles de montrer ; on ne peut observer leur évolution ultérieure. De semblables figures, plus nettes et plus lisibles, ont été signalées depuis longtemps dans les ovocytes des Mammifères ; FLEMMING a observé dans l'ovule de certains follicules en atrésie de petites figures caryodiérétiques qui ont été retrouvées par PALADINO et SCHOTTLAENDER chez le Cochon d'Inde, Souris, Rat, Femme et plus récemment par RABL et HENNEGUY. HENNEGUY et JANOSIK ont de plus observé une fragmentation du vitellus qui se fait indépendamment de la division du noyau ; HENNEGUY la considère comme un commencement de développement parthénogénétique (fig. 788 et 789).

Nous assistons ici à une perturbation profonde dans la vie des différents organes élémentaires qui constituent la cellule ; dans beaucoup de cas, comme dans les mitoses rudimentaires des spermatocytes, certains

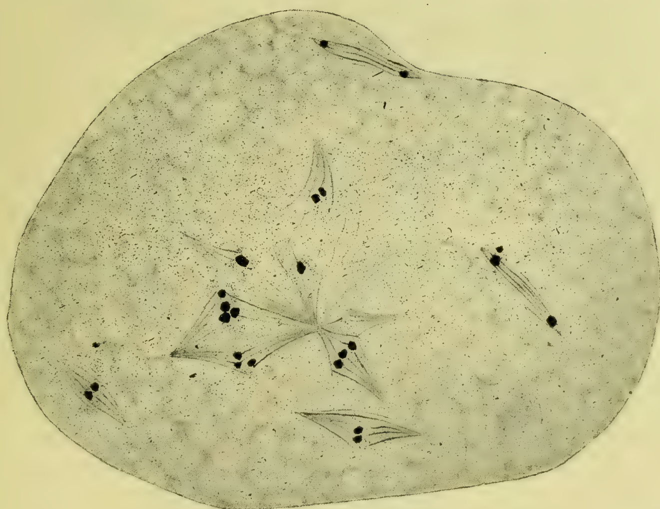


FIG. 788. — *Ovocyte de Cobaye contenu dans un follicule atrétique.* Figures caryodiérétiques rudimentaires. × 1.000.

chromosomes se sont isolés dans le territoire cytoplasmique et ont donné séparément des preuves d'une activité vitale ralentie, alors que les autres dégénéraient sur place. Ces phénomènes sont plus nets encore dans les ovocytes ; on y observe non seulement des images caryodiérétiques abortives formées aux dépens de fragments chromatiques, mais encore une dissociation complète entre la division du noyau et celle du vitellus ; comme nous venons de le voir, celui-ci peut se segmenter en masses cytoplasmiques, et cela sans le concours d'une division nucléaire préliminaire, directe ou indirecte. La segmentation du protoplasme est donc bien le résultat d'une force qui lui est propre, qui suit généralement la division du noyau, mais qui peut s'accomplir isolément à la suite d'une séparation pathologique entre son dynamisme et celui des éléments nucléaires (fig. 789).

Cette dissociation vitale entre le noyau et le cytoplasme dans les cyto-

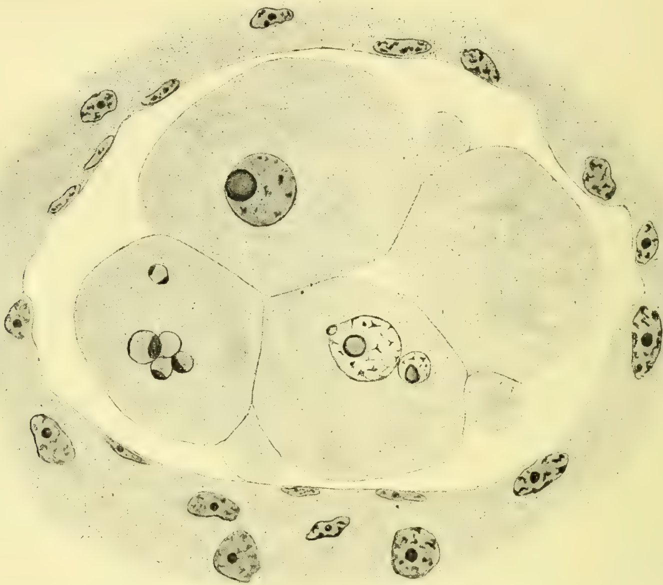


Fig. 789. — *Fragmentation du vitellus dans un ovocyte de jeune Rat de 25 jours.* Cette fragmentation est inégale, et certaines sphères protoplasmiques ne renferment pas de chromatine. × 1.000.

diérèses anormales est à rapprocher du résultat des expériences faites par O. et R. Hertwig sur les œufs d'Oursins et par Demoor sur les poils staminaux de *Tradescantia* ; nous en connaissons déjà les conclusions essentielles. Toutes sortes de dissociations dynamiques s'observent au cours des phénomènes cellulaires anormaux ; elles justifient l'opinion de ceux qui considèrent la cellule comme un organisme constitué d'un grand nombre d'entités élémentaires douées chacune d'une vie particulière et relativement indépendante.

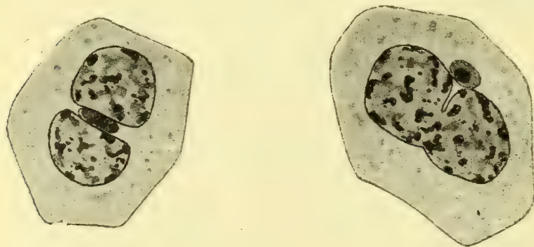


Fig. 790.— *Spermatides de Cobaye dont l'épididyme a été sclérosé par une injection de chlorure de zinc.* Amitose du noyau en face de l'idiozome. × 1.500.

Des divisions amitotiques se rencontrent également dans les cellules soumises à des conditions anormales. Il est facile d'en produire un grand nombre sur les cellules sexuelles des testicules quand on détermine la sténose expérimentale de ses voies excrétrices (fig. 790). D'autre part, la prolifération amitotique des noyaux est un phénomène constant dans les tumeurs malignes (fig. 791). D'après un grand nombre de biologistes, les phénomènes amito-

tiques se manifestent surtout sur des cellules vieilles et constituent un symptôme de sénescence cellulaire. L'apparition des divisions directes dans les conditions sus-indiquées paraît confirmer cette opinion et semble démontrer qu'elles représentent un processus anormal et dégénératif.

Nous venons de parcourir rapidement les différentes manières de mourir d'une cellule. Reste une question primordiale : Quelle est la cause de la mort? Autrement dit, en dehors des conditions pathologiques qui déterminent dans les cellules toutes sortes de processus métamorphotiques, pourquoi une cellule somatique arrive-t-elle infailliblement à la sénescence puis à la cessation à la vie ? Il faut avouer tout de suite que cette question demeure sans réponse et que, suivant l'expression de Delage, le « mystère de la mort reste aussi intact que celui de la vie ». Les théories sur ce sujet sont cependant nombreuses, mais s'appuient sur peu de considérations vraisemblables. D'après Hartog, le noyau, centre « nerveux » de la cellule, s'affaiblit au fur et à mesure que les divisions se multiplient, devient moins excitable, et excite moins le cytoplasme à se nourrir. Bütschli pense que la vie est produite par l'action d'un ferment sur le cytoplasme, ferment que les cellules sexuelles seules ont le pouvoir de fabriquer. D'après Löw et Bokorny, la vie du protoplasme est due à la présence de certains aldéhydes, et c'est la disparition de ces aldéhydes qui entraîne la mort. Orr admet qu'à la suite d'un trop long usage, l'excitabilité des cellules s'émousse et disparaît ; celles-ci finissent par ne plus répondre au stimulus nutritif. Darwin explique la vieillesse par ce fait que la faculté de reproduction des *gemmules* est limitée et finit par ne plus pouvoir compenser la perte des parties usées et détruites. Pour Y. Delage, la non-différenciation ou la très faible différenciation paraît être la condition nécessaire de l'impérissabilité d'une cellule. Tel est le cas pour les cellules du germen. Les cellules non différenciées sont produites par des mitoses qui ont donné naissance à des cellules-filles semblables à leurs cellules-mères ; aussi l'auteur admet-il que *la division homogène ne diminue jamais la vitalité* des cellules. Une faible différenciation produite par un petit nombre de divisions hétérogènes n'abolit pas la puissance reproductrice d'une cellule, témoin les cellules cambiales, les cellules des bourgeons, les œufs, les spermatozoïdes. Une différenciation complète des cellules détermine le ralentissement, puis l'usure de la faculté reproductrice ; les cellules nerveuses, sensorielles, musculaires se divisent en effet peu ou pas du tout. La sénescence, puis la mort deviennent fatalement la conséquence de cet arrêt de la fonction reproductrice et de l'accroissement des cellules.

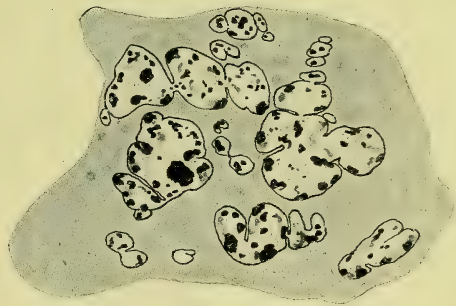


Fig. 791. — *Cellule géante d'un ostéosarcome.* Amitose et bourgeonnement nucléaire. × 1.000.

Toutes ces inductions sont plus ou moins séduisantes, mais elles s'appuient en général sur des considérations purement théoriques. L'opi-

nion de Delage a l'avantage de cadrer avec l'ensemble des faits connus, mais, de l'aveu même de l'auteur, elle laisse beaucoup de faits sans explication. L'impérissabilité est incompatible avec la différenciation cellulaire, mais il reste à démontrer pourquoi une cellule différenciée devient fatalement sénile et périssable. Cette notion ne nous donne pas une explication des causes de la sénescence et de la mort des cellules, ni du pouvoir que possèdent, dans certains cas, des cellules différenciées de se multiplier à nouveau, comme dans l'hypertrophie compensatrice des organes et surtout dans la régénération.

FIN DU TOME PREMIER

INDEX ALPHABÉTIQUE



20-4-03. — Tours, Imprimerie E. ARRAULT et Cie.

For diagrams

Fig 517

508 & 509

506

487

479 & 480

